

Influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad y la estructura trófica de los ensambles de artrópodos en ambientes agrícolas de la Pampa Ondulada

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Gonzalo A.R. Molina
Biólogo
Universidad Nacional de Córdoba (2008)

Lugar de trabajo: IFEVA / FAUBA



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Claudio Marco Ghera

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Co-Director de Tesis

Santiago Luis Poggio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Ph. D. (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Diego Omar Ferraro

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Ph. D. (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de Tesis

Claudio Marco Ghera

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Marcelo A. Aizen

Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

PhD (Universidad de Massachusetts)

JURADO

Matias Arim Ihlenfeld

Licenciatura en Ciencias Biológicas (Universidad de la República)

Maestría en Ciencias Biológicas (Universidad de la República)

Doctorado Ciencias Biológicas (Pontificia Universidad Católica de Chile)

JURADO

Audrey A. Grez

Licenciada en Biología (Universidad de Chile)

Magister en Ciencias Biológicas, mención en Ecología (Universidad de Chile)

Fecha de defensa de la tesis: 28 de Marzo de 2014

DEDICATORIA

“The illusion of freedom will continue as long as it's profitable to continue the illusion. At the point where the illusion becomes too expensive to maintain, they will just take down the scenery, they will pull back the curtains, they will move the tables and chairs out of the way and you will see the brick wall at the back of the theatre”

Frank Zappa

AGRADECIMIENTOS

a Claudio Ghera, por su paciencia, y por ayudarme a buscar siempre la quinta pata al gato, y darme la oportunidad de crecer.

a mi co-director Santiago Poggio, por el aporte de sus perspectivas y su ayuda desinteresada.

a Daniela Vázquez Pugliese, la sal y la pimienta, por todos los días.

a mi consejero de estudios Diego Ferraro, por sus aportes.

agradecemos a los propietarios y trabajadores de los establecimientos agrícolas Las Polvaredas y el Maizal, especialmente a Juan, Bigote, Mauro, Luciano, Quique y Ezequiel.

agradecimientos a Violette Le Féon, Luciana D'Acunto, Marta Telesnicki, Colette Bertrand y Agustín Pérez por su ayuda durante los muestreos en el campo.

a Fernando Biganzoli y William Batista por su aportes invaluable en estadística.

a Federico Weyland por su ayuda y consejos.

a Silvina Fenoglio y Adriana Salvo por la identificación de los especies parasitoides de *L. commelinae*.

a Sebastián Aguiar, Dolores Arocena, María Vallejos y Pablo Baldassini por su ayuda con las imágenes satelitales.

a los subsidios otorgados por ANPCyT y CONICET (PICT 2006-150, 2007-491 y 2010-1650).

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.”

PUBLICACIONES

Molina GAR, Poggio SL & CM Ghera. Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 192: 135-143.

Molina GAR, Poggio SL & CM Ghera. Agricultural landscape heterogeneity generated by fencerows impact on the structure of arthropods' trophic guild (en preparación).

Molina GAR, Poggio SL & CM Ghera. Does higher parasitoid richness due increasing landscape heterogeneity affect the control of a novel weed? (en preparación).

INDICE DE CONTENIDOS

Índice de Tablas	<i>xi</i>
Índice de Figuras	<i>xiii</i>
Abreviaturas	<i>xvii</i>
Resumen	
Influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad y la estructura trófica de los ensamblajes de artrópodos en ambientes agrícolas de la Pampa Ondulada	<i>xviii</i>
Abstract	
Influence of landscape heterogeneity on diversity and trophic structure of arthropod assemblages in agricultural environments of the Rolling Pampas	<i>xix</i>

Capítulo 1

Introducción general

1.1 Antecedentes generales	2
1.2 Intensificación agrícola	2
<i>1.2.1 Efectos sobre la heterogeneidad del paisaje</i>	<i>3</i>
<i>1.2.2 Efectos sobre la diversidad biológica</i>	<i>3</i>
1.3 Servicios ecosistémicos en el mosaico agrícola	4
1.4 Efectos de <i>spillover</i> en los mosaicos agrícolas	5
<i>1.4.1 Cambios en los componentes de la diversidad</i>	<i>5</i>
<i>1.4.2 Cambios en los patrones generales de distribución de especies dentro del lote</i>	<i>6</i>
1.4.3 Disrupciones en las interacciones bióticas	6
<i>1.4.3.1 Cambios en la estructura trófica de gremios</i>	<i>7</i>
<i>1.4.3.2 Cambios en las redes tróficas Planta-Minador-Parasitoides</i>	<i>7</i>
1.5 Objetivo	8
<i>1.5.1 Objetivo general</i>	<i>8</i>
<i>1.5.2 Objetivos específicos</i>	<i>8</i>
1.6 Hipótesis	9
<i>1.6.1 Hipótesis general</i>	<i>9</i>
<i>1.6.2 Hipótesis específicas</i>	<i>9</i>
1.7 Estructura general de la tesis	11

Capítulo 2

La diversidad de artrópodos aéreos y su relación con la heterogeneidad del paisaje agrícola

2.1 Introducción	14
2.2 Materiales y Metodología	
2.2.1 <i>Región de estudio</i>	15
2.2.2 <i>Historia en el uso de la tierra</i>	16
2.2.3 <i>Sitios seleccionados</i>	17
2.2.4 <i>Muestreo de artrópodos</i>	18
2.2.5 <i>Caracterización de la heterogeneidad del paisaje</i>	18
2.2.6 <i>Partición aditiva de la diversidad</i>	20
2.2.7 <i>Análisis estadísticos</i>	21
2.3 Resultados	21
2.3.1 <i>Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad α, β y γ de artrópodos aéreos</i>	22
2.3.2 <i>Efectos de la heterogeneidad en distintas escalas sobre las diversidades α y β</i>	24
2.3.3 <i>Efectos del arreglo espacial del paisaje sobre la diversidad α y β</i>	25
2.4 Discusión	27
2.4.1 <i>La diversidad β explica la mayor variación de la diversidad total a escala de sitio (α sitio) y a escala de paisaje (γ paisaje)</i>	28
2.4.2 <i>Efecto de la posición en el cultivo como determinante de la diversidad de artrópodos aéreos</i>	29
2.4.3 <i>Efectos de las variables del arreglo del paisaje sobre los componentes de la diversidad</i>	30
2.5 Conclusiones	30

Capítulo 3

Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre el patrón de distribución espacial de artrópodos aéreos en cultivos: cambios en la magnitud de los efectos de *spillover*

3.1 Introducción	33
3.2 Materiales y Métodos	35
3.2.1 <i>Área de estudio</i>	35
3.2.2 <i>Heterogeneidad del uso de la tierra</i>	35
3.2.3 <i>Selección de sitios y muestreo con red de arrastre</i>	36
3.2.4 <i>Índices de diversidad</i>	36
3.2.5 <i>Análisis estadísticos</i>	37
3.3 Resultados	38
3.4 Discusión	42
3.4.1 <i>La heterogeneidad del paisaje incrementa la diversidad dentro del cultivo</i>	42
3.4.2 <i>Los paisajes intensificados homogenizan las comunidades de artrópodos</i>	43
3.4.3 <i>Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la magnitud del spillover</i>	44
3.4.4 <i>El paisaje modifica el punto de quiebre del patrón de spillover</i>	45

3.5 Conclusiones

46

Capítulo 4

Las comunidades de artrópodos epigeos en paisajes con agricultura intensiva: efectos del mosaico de uso de la tierra, la heterogeneidad del vecindario y la posición en el campo

4.1 Introducción	48
4.2 Materiales y métodos	
4.2.1 Sitio de estudio	49
4.2.2 Muestreo de artrópodos y plantas	49
4.2.3 Heterogeneidad del paisaje	51
4.2.4 Análisis estadísticos	52
4.3 Resultados	53
4.3.1 Curvas de acumulación de especies	53
4.3.2 Riqueza de especies de artrópodos epigeos	54
4.3.2 Abundancia de artrópodos epigeos	55
4.3.3 Riqueza de especies de plantas	56
4.3.4 Diversidad de gremios de artrópodos epigeos	57
4.4 Discusión	60
4.5 Conclusiones	62

Capítulo 5

La influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre el ensamble de parasitoides de larvas minadoras de *Liriomyza commelinae* (Diptera: Agromyzidae) en *Commelina erecta* L.

5.1 Introducción	65
5.2 Metodología	
5.2.1 Área de estudio	67
5.2.2 Planta hospedante modelo	67
5.2.3 Insecto herbívoro modelo	68
5.2.4 Muestreo del complejo de parasitoides	69
5.2.5 Análisis estadísticos	69
5.3 Resultados	70
5.4 Discusión	73
5.4.1 La homogeneización del paisaje disminuye la riqueza del ensamble parasítico de <i>L. commelinae</i>	73
5.4.2 La frecuencia de las asociación <i>L. commelinae</i> – parasitoides se incrementa con la heterogeneidad del paisaje	74
5.4.3 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la regulación de <i>L. commelinae</i>	74

<i>5.4.4 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la red de interacciones parasíticas</i>	75
5.5 Conclusiones	76

Capítulo 6

Discusión general

<i>6.1 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de artrópodos</i>	80
<i>6.2 Impacto de la diversidad β sobre la diversidad a escala de sitio (diversidad α) y a escala de paisaje (diversidad γ)</i>	81
<i>6.3 Rol ecológico de los hábitats no-cultivados y su influencia sobre los efectos de spillover</i>	82
<i>6.4 Factores de la heterogeneidad espacial que determinan la estructura trófica de los artrópodos: respuesta en el servicio regulador de plagas.</i>	83
<i>6.5 Síntesis final</i>	84

Bibliografía	86
Apéndice	104

INDICE DE TABLAS

CAPITULO 1

Tabla 1.1 Prácticas de intensificación agrícolas a nivel local y del paisaje (modificado de Tscharrntke *et al.* 2005 a). 2

CAPITULO 2

Tabla 2.1 Descripción de los cuatro tipos de paisajes identificados en relación a su heterogeneidad en el uso de la tierra. Los valores presentados son la media del porcentaje del área ocupada por diferentes usos y su desvío estándar. 19

Tabla 2.2 Efecto de la heterogeneidad del paisaje (I, II, III y IV) sobre la diversidad α y β de artrópodos aéreos, en diferentes escalas espaciales (valores absolutos, riqueza de especies promedio). Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. 23

Tabla 2.3 Modelos estadísticos ajustados para comprobar los efectos de la heterogeneidad del paisaje, y la posición en el lote (0, 4, 8, 16, 32 y 64 metros), sobre los componentes de la diversidad α y β de artrópodos aéreos. Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. 24

Tabla 2.4 Modelos lineales de efectos mixtos ajustados para los componentes de la diversidad y su relación con variables de configuración del paisaje. El factor aleatorio se definió en relación a año/fecha/paisaje/sitio. 26

CAPITULO 3

Tabla 3.1 Efectos de la posición en el cultivo (distancia al alambrado), heterogeneidad del paisaje, y densidad de alambrado en el contexto, sobre el índice de diversidad de Shannon (exp H'), índice de equitatividad (Pielou) y el índice de Similitud (log₁₀ Jaccard) de artrópodos aéreos en cultivos de soja (el año fue utilizado como co-variable en el modelo). Las interacciones no fueron significativas. Nivel de significancia ns: $P > 0,10$. Se informan los grados de libertad (g.l.). Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. Modelos lineales de efectos mixtos. 39

CAPITULO 4

Tabla 4.1 Valores F y niveles de significación de los modelos de efectos mixtos lineales testeados para los efectos de sitio (posición en el campo, riqueza de especies de plantas, tipo de cultivo), vecindario y paisaje (heterogeneidad del par, densidad de alambrados, y diversidad de hábitats) para la riqueza y abundancia de artrópodos epigeos. Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. 53

Tabla 4.2 Valores de F y niveles de significación de los modelos de efectos mixtos lineales ajustados para los efectos de sitio (posición en el campo, el tipo de cultivo, la riqueza de las plantas), vecindario y paisaje (heterogeneidad del par, densidad de alambrados, diversidad de hábitats) para la riqueza de gremios de artrópodos y la diversidad dentro del gremio de depredadores. Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. **58**

CAPITULO 5

Tabla 5.1 Lista de especies parasitoides asociadas a larvas de *L. commelinae*. Se indica la abundancia (N) y la constancia entre muestras. **70**

Tabla 5.2 Modelos lineal de efectos mixtos ajustados para la riqueza del ensamble de parasitoides, la frecuencia de asociaciones, el porcentaje de minado y el porcentaje de parasitismo en diferentes paisajes. Se utilizó a la heterogeneidad del paisaje como efecto fijo y el año/sitio como efectos al azar. Nivel de significancia: ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001. **71**

INDICE DE FIGURAS

CAPITULO 1

Figura 1.1 Representación esquemática de las predicciones asociadas a las hipótesis específicas. (i) efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre los componentes de la diversidad de artrópodos aéreos; (ii) efectos de borde en paisajes con heterogeneidad diferente, la línea gris representa el paisaje más heterogéneo, la línea negra el paisaje más homogéneo; (iii) efectos de borde esperados entre pares de cultivo, la línea discontinua indica el modelo con efecto nulo, mientras que las líneas continuas muestran efectos ecotonales en el alambrado con diferentes heterogeneidad del paisaje (línea verde: paisaje heterogéneos, línea negra paisaje homogéneo); y (iv) efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad en el ensamble de parasitoides de *L. commelinae*. 11

CAPITULO 2

Figura 2.1 Región Pampeana de la República Argentina, dividida en sus subregiones. El río Paraná establece el límite entre la *Pampa Ondulada* (zona rosada) y la *Mesopotámica* (León *et al.* 1984, Weyland 2011). 16

Figura 2.2 Imagen satelital del área de estudio, se presentan los puntos de muestreo con la red de arrastre para la campaña 2009/2010 (puntos amarillos) y para la campaña 2010/2011 (puntos blancos). Los puntos definidos con “A” corresponden a los muestreos del segundo año (2010/2011). 17

Figura 2.3 Estructura general de los bordes de camino seleccionados para los muestreos con red de arrastre, se detallan las diferentes secciones (talud, dique y banquinas) del borde herbáceo. 18

Figura 2.4 Efectos de la heterogeneidad del paisaje agrícola (Heterogeneidad del paisaje) sobre la diversidad de especies de artrópodos aéreos, separando los componentes de la diversidad: α_{sitio} por sitio, diversidad $\beta_{\text{entre sitios}}$ entre sitios. 23

Figura 2.5 Diversidad $\alpha_{\text{posición}}$ de artrópodos aéreos en posiciones con distancias crecientes al alambrado (metros) en diferentes paisajes con heterogeneidad creciente (I < II < III < IV). 25

Figura 2.6 Diversidad β dentro sitio de artrópodos aéreos en posiciones con distancias crecientes al alambrado (metros) en diferentes paisajes con heterogeneidad creciente (I < II < III < IV). 26

Figura 2.7 Diversidad local de artrópodos a escala de sitio (α sitio) en función de la longitud media de borde (MPE) para cada nivel heterogeneidad del paisaje. Las líneas rojas representan los paisajes menos heterogéneos (paisaje I línea discontinua y cuadrados vacíos, $r = 0,20$, $P = 0,0018$; paisaje II línea continua, cuadrados llenos, $r = 0,53$, $P < 0,0001$), mientras que las líneas negras representa los paisajes con mayor heterogeneidad (paisaje III línea discontinua y círculos vacíos $r = 0,04$, $P = 0,5552$; paisaje IV continua y círculos llenos, $r = 0,32$, $P < 0,0001$). 27

CAPITULO 3

Figura 3.1 (a) Modificación de la equitatividad (líneas rojas) y similitud (líneas negras) de las comunidades de artrópodos para diferentes niveles de heterogeneidad del paisaje (homogéneos: líneas discontinuas, heterogéneos: líneas continuas). (b) Modelo del efecto borde sobre la relación entre la riqueza de artrópodos aéreos y la distancia al alambrado (se identifican los parámetros afectados por la heterogeneidad del paisaje: intercepción, pendiente 1 y 2, punto de quiebre y constancia interna). 35

Figura 3.2 Relación entre el índice de diversidad de Shannon ($\exp H'$) y (a) la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (Círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos $\frac{1}{2}$: mixtos); (b) en el segundo panel se representa en relación a los diferentes sistemas terrestres (modelos lineales de efectos mixtos). 38

Figura 3.3 Valores medios y variación en el índice de equitatividad de Pielou. (a) en relación a la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos $\frac{1}{2}$: mixtos); y (b) la media del índice de Pielou en los diferentes sistemas terrestres de uso. 40

Figura 3.4 Valores medios y variación en el Índice de similitud de Jaccard (\log_{10}). (a) en relación a la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos $\frac{1}{2}$: mixtos); y (b) la media del índice de similitud de Jaccard en los diferentes sistemas terrestres de uso. 40

Figura 3.5 Modelos de regresión con relaciones con punto de quiebre (*break-point*) para la riqueza de especies aéreas en los diferentes sistemas terrestres (agrícola, mixto y ganadero). 41

Figura 3.6 Patrón de distribución del gremio de parasitoides en relación a la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres. (a) Riqueza de especies, (b) abundancia de parasitoides. Círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos $\frac{1}{2}$: mixtos. **42**

CAPITULO 4

Figura 4.1 Curvas de acumulación de la riqueza de especies de artrópodos en diferentes posiciones del campo (alambrado $0,56 * \log(A) + 1,19$, $R^2 = 0,98$; borde $0,53 * \log(A) + 1,05$, $R^2 = 0,99$; cabecera $0,54 * \log(A) + 1,01$, $R^2 = 0,99$; y centro $0,54 * \log(A) + 1,03$, $R^2 = 0,99$). Línea gris continua indica los intervalos de confianza del 95% para el alambrado, y las líneas discontinuas para las posiciones dentro del cultivo. El eje x es el número de muestras acumuladas. **54**

Fig. 4.2 (a) La riqueza media de especies de artrópodos epigeos (\pm SEM) para las diferentes posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera, y centro) dentro de los tres tipos de cultivo. (b) La riqueza media de artrópodos (\pm SEM) en vecindarios heterogéneos (barras de color gris oscuro) y homogéneos (barras gris claro) con diferentes niveles de densidad de alambrados en el mosaico agrícola (alta y baja densidad, modelos lineales con efectos mixtos). **55**

Figura 4.3 Abundancia media de artrópodos epigeos (\pm SEM) para las diferentes posiciones dentro del campo (alambrado, borde, cabecera, y centro del campo) en los diferentes tipos de cultivos. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). **56**

Figura 4.4 La media de la riqueza de especies de plantas (\pm SEM) para las posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera, y centro) en los diferentes tipos de cultivo. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$). **57**

Figura 4.5 (a) La media en la riqueza de gremios de artrópodos (\pm SEM) para las diferentes posiciones de campo (alambrado, borde, cabecera, y centro del campo) en los diferentes tipos de cultivo. (b) La riqueza media de gremios (\pm SEM) para las posiciones de campo con alta densidad (barras de color gris oscuro) y baja densidad de alambrados (barras grises). (c) Índice de diversidad de depredadores (\pm SEM) para las diferentes posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera y centro), en diferentes tipos de cultivo (modelos lineales con efectos mixtos). **59**

CAPITULO 5

Figura 5.1 Noroeste de la Provincia de Buenos Aires, donde se distribuyeron los sitios de muestreo de las redes de asociación *L. commelinae* – ensamble de parasitoides.

67

Figura 5.2 (a) Parche de *Commelina erecta*, (b) Adultos y pupas de *Liriomyza commelinae*, y (c) Hojas de *C. erecta* minadas por larvas de *L. commelinae*.

68

Figura 5.3 Riqueza media del ensamble de parasitoides a escala de sitio (eje izquierdo) y en la frecuencia de las asociaciones (eje derecho) para las diferentes heterogeneidades del paisaje (I < II < III < IV; Modelos lineales de efectos mixtos).

71

Figura 5.4 Porcentaje promedio de parasitismo sobre larvas de *L. commelinae* para las diferentes heterogeneidades del paisaje (I < II < III < IV; Modelos lineales de efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

72

Figura 5.5 Redes de interacción entre *L. commelinae* – ensamble de parasitoides en los diferentes paisaje, para la construcción se acumularon las interacciones registradas en los diferentes años (la heterogeneidad aumenta desde I hacia IV). Digweb: Diglyphus websteri, Digped: Diglyphus pedicellus, Pterhet: Pteromalidae heteroschema, Chrfra: Chysocharis fracilla, Halhel: Halticoptera helioponi, Chrbre: Ch. Vonones, Chr xen: P. xenodice y Euc: Eucolidae?.

73

CAPITULO 6

Figura 6.1 Mayores ejes de heterogeneidad espacial: en número de usos y regularidad espacial. Cada cuadro representa un paisaje particular, siendo los diferentes colores los tipos de cobertura. La heterogeneidad en la composición incrementa con el número de usos de la tierra y/o su equitatividad. La heterogeneidad en el arreglo aumenta al incrementarse la complejidad del patrón espacial (modificado de Fahrig *et al.* 2011).

85

ABREVIATURAS

ACE: estimador de cobertura basado en la abundancia
AWMSI: índice promedio de forma ponderada por el área
AWMPFD: dimensión fractal media de parche ponderada por área
ED: densidad de borde
Exp^{H'}: índice de diversidad de Shannon modificado
GLM: modelos lineales generalizados
GLMM: modelos lineales de efectos mixtos
He: paisaje más heterogéneo
Ho: paisaje menos heterogéneo
IC: intervalo de confianza
J: índice de equitatividad de Pielou
MedPS: la mediana del tamaño de parche
MPAR: media cociente del perímetro área⁻¹
MPE: borde promedio de parche
MPFD: dimensión fractal media de parche
MPS: el tamaño promedio de parche
MSI: índice promedio de forma
NDVI: índice diferencial de vegetación normalizado
numP: número de parches
PSCoV: coeficiente de variación de parches
PSSD: la desviación estándar del tamaño de parche
R: rojo cercano
REML: máxima verosimilitud restringida
RL: rojo lejano
TE: borde total

RESUMEN

Influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad y la estructura trófica de los ensambles de artrópodos en ambientes agrícolas de la Pampa Ondulada

Esta tesis estudia los efectos de la heterogeneidad del paisaje (contexto) sobre la diversidad de las especies de artrópodos y su estructura trófica en agro-ecosistemas. Específicamente, se evaluó la función de los hábitats no-cultivados adyacentes a los cultivos, como los alambrados, en el mantenimiento de la diversidad artrópodos mediante la modificación de los efectos de derrame (*spillover*) en las interfaces entre los cultivos y los hábitats no-cultivados. A escala de paisaje, se presentan evidencias de la influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre los componentes aditivos de la diversidad total (diversidad γ): la riqueza local (diversidad α) y el reemplazo de especies (diversidad β). Así, la diversidad β explicó una parte importante de la variación en la diversidad total del paisaje, reflejando los cambios en el área y la densidad de los hábitats no-cultivados. A escala de lote, la riqueza local y la estructura trófica de las comunidades de artrópodos variaron en función de la posición en el lote (centro, borde y alambrado) y el tipo del cultivo. Estos resultados indican que los alambrados son elementos clave en los paisajes agrícolas para mantener la riqueza regional de artrópodos. Por otra parte, se demostró que los efectos de *spillover* modifican los patrones de diversidad incrementando la riqueza de especies en los márgenes de los cultivos, actuando los alambrados como fuente de especies que mitigan el impacto negativo del manejo agrícola. Por último, la riqueza de especies de los ensambles de artrópodos parasíticos aumentó con la heterogeneidad del paisaje. El aumento de la frecuencia de asociaciones minador-parasitoide contribuyó a la regulación biológica de un herbívoro novel. Los resultados presentados aquí son relevantes no solo para los paisajes rurales pampeanos (grano grueso, lotes extensos, uso de la tierra heterogéneo y alta intensificación agrícola), sino también para entender los factores que definen la diversidad de los ensambles de artrópodos y su relación con la provisión de servicios ecosistémicos.

Palabras clave: arreglo espacial, complejidad, intensificación agrícola, red trófica, regulación biológica, riqueza de especies, *spillover*.

ABSTRACT

Influence of landscape heterogeneity on the diversity and trophic structure of arthropod assemblages in agricultural environments of the Rolling Pampas

The aim of this thesis was to evaluate the effects of landscape heterogeneity (context) on the species diversity and trophic structure of arthropod assemblages in agroecosystems. The thesis was particularly focused on evaluating the role of uncropped habitats adjoining to crops, such as fences, which are key landscape features maintaining arthropod diversity by modifying the *spillover* effects at the interfaces between both habitat types. At the landscape scale, this thesis presents evidence about the influence of landscape heterogeneity on the additive components of total diversity (γ diversity), local richness (α diversity), and species turnover (β diversity). Hence, the β diversity explained most of the variation in the landscape species diversity, reflecting the changes in both area and density of uncultivated habitats. At field scale (α diversity), local richness and trophic structure of arthropod communities varied in relation to field position (centre, edge, and fence) and the crop type. These results indicate that fences are key landscape elements in farmland mosaics supporting the regional richness of arthropods. Moreover, it was demonstrated that *spillover* effects modify the diversity patterns by increasing the species richness at crop edges, where fences act as source of species that mitigate the negative impact of agricultural management. Finally, the species richness of arthropod assemblages increased with landscape heterogeneity. The enhanced frequency of associations between the leaf-miner and the parasitoid complex contributed to maintain the biological regulation of a novel herbivore. Results of this thesis are relevant not only for the type of farmland mosaics characteristic from the Pampas (coarse grain, large fields, heterogeneous land use, and high agricultural intensification), but also for understanding the factors defining the diversity of arthropod assemblages and their relationships with the provisioning of ecosystem services.

Keywords: spillover, species richness, agricultural intensification, biological control, trophic web, spatial arrangement, complexity.

Capítulo

1

Introducción general

1.1 Antecedentes Generales

El incremento sin precedentes de la población mundial en el siglo XX fue acompañado por la intensificación de las actividades agropecuarias y forestales, el crecimiento de las ciudades y la expansión del comercio a nivel global. Estas actividades humanas aceleraron el ritmo de la conversión de la tierra a usos productivos, resultando en una gran dispersión en la estructura espacial de los hábitats no-cultivados (Collinge 1996). La alteración antropogénica del paisaje resultó en su fragmentación y en la pérdida de hábitats (*i.e.* “*reducción de la proporción del paisaje compuesto de hábitat adecuado para una especie focal*”; Smith *et al.* 2009). Debido a que ambos procesos están inevitablemente correlacionados en alguna medida, se los combina en el concepto de fragmentación (Smith *et al.* 2009). La pérdida de hábitat es reconocida como el factor más importante en la disminución de la diversidad de comunidades silvestres (Brook *et al.* 2008), mientras que la fragmentación desempeñaría un rol subordinado, aunque no despreciable (St-Laurent *et al.* 2009).

1.2 Intensificación agrícola

La intensificación de la agricultura se define como el aumento del lapso de utilización productivo de una porción de tierra que involucra, frecuentemente, (*i*) el uso de insumos para subsidiar reguladores internos y recursos del ecosistema, (*ii*) la reducción de los componentes de la diversidad no planificados en las actividades humanas (vegetación espontánea, vida silvestre, malezas e insectos plaga), (*iii*) la especialización del proceso productivo a través del uso de pocos componentes planificados de la diversidad (actividades, especies, genes), y (*iv*) la dependencia de la economía de mercado para la toma de decisiones (Vandermeer *et al.* 1998; Altieri 1999; de la Fuente y Suárez 2008; de la Fuente 2010). Es importante destacar que la intensificación agrícola puede cuantificarse en el tiempo y el espacio. La intensificación puede ponderarse espacialmente como el área ocupada por el tipo de uso de la tierra predominante (cultivos), mientras que la frecuencia con que se ejecuta una actividad agrícola (por ejemplo, labranzas) puede utilizarse para la evaluación espacial (Ferraro y Ghera 2007). A su vez, la intensificación agrícola ocurre en dos niveles a nivel espacial, los efectos de intensificación local se agregan a los efectos de intensificación en la escala de paisaje (Tabla 1.1).

Tabla 1.1 Prácticas de intensificación agrícolas a nivel local y del paisaje (modificado de Tschardtke *et al.* 2005 a).

Intensificación local	Intensificación en el Paisaje
Ciclos más cortos de la rotación de cultivos	Productores especializados en uno o unos pocos cultivos
Disminución de la diversidad de cultivos	Conversión de pasturas en lotes de cultivos anuales
Incremento en la aplicación de fertilizantes	Destrucción de hábitats bordes (bordes de caminos, alambrados)
Incremento en la aplicación de pesticidas	Reasignación de la tierra para incrementar el tamaño de los lotes haciéndolos más compactos
Implementación de cultivos genéticamente modificados (OGM)	Simplificación del paisaje espacial y temporalmente con un número limitado de tipos de uso de la tierra, incrementando la homogeneidad
Monocultivos de variedades de gran rendimiento	Reducción a la resistencia a invasiones de especies exóticas
Incremento en el tamaño del lote	Fragmentación del hábitat natural

La disminución de la riqueza de especies, sumado al empobrecimiento de los recursos genéticos, puede además alterar los servicios que proveen los agro-ecosistemas (de la Fuente *et al.* 2006; Holzschuh *et al.* 2007). Estos involucran procesos como, por ejemplo, la producción primaria, la transferencia trófica desde las plantas hacia los animales, el ciclado de nutrientes, la dinámica del agua y la transferencia de energía (Díaz 2001; Woodcock *et al.* 2007).

1.2.1 Efectos sobre la heterogeneidad del paisaje

En las regiones agrícolas, la simplificación y fragmentación del paisaje tiende a producir un mosaico compuesto por hábitats permanentes o semi-permanentes distribuidos espacialmente con densidades y niveles de conectividad variable (Fournier y Loreau 2001). Los márgenes de los cultivos, los alambrados y los bordes de los caminos se identifican como elementos que contribuyen a mantener la diversidad en los paisajes agrícolas debido a que los disturbios antrópicos son de menor intensidad y frecuencia (Burel y Baudry 2002; Marshall y Moonen 2002; Le Cœur *et al.* 2003; Poggio *et al.* 2010, 2013). Por ejemplo, los alambrados son estructuras que dividen lotes o unidades de manejo. Debido a su presencia física y a las limitaciones del movimiento de la maquinaria, los alambrados no son afectados directamente por las prácticas agrícolas (aplicación de fertilizantes, aplicación de herbicidas, siembra, etc.), aunque es usual que sean afectados por la deriva de agroquímicos (Marshall y Moonen 2002; Marshall 2004). La vegetación espontánea de los alambrados es la causa del mantenimiento de artrópodos, ya que actúa proveyendo hábitats para necesidades diversas, son zonas que amortiguan las variaciones en el abastecimiento de alimento (polen, néctar, etc., Landis *et al.* 2000; Medan *et al.* 2011; Torretta y Poggio 2013) porque las condiciones ambientales son más estables que en el cultivo (Flynn *et al.* 2009; Poggio *et al.* 2010, 2013). Además, los alambrados ofrecen huéspedes alternativos y sitios de refugio e hibernación (Menalled *et al.* 1999; Rundlöf y Smith 2006). De acuerdo a la relación entre la proporción de los hábitats no-cultivados y el área cultivada pueden definirse diferentes grados de heterogeneidad del paisaje (Burel *et al.* 1998). Dichos hábitats también juegan un importante rol en la provisión de corredores de dispersión o en la función de islotes en un paisaje fragmentado que posibilitan el movimiento de los individuos a través del paisaje (Benton *et al.* 2003), o funcionando como fuentes para la colonización de los cultivos agrícolas luego de disturbios intensos (Burel *et al.* 1998). Estas características sostienen una mayor riqueza de especies en paisajes heterogéneos, incrementando así las funciones ecosistémicas de manera cualitativa y/o cuantitativa (Costanza *et al.* 1997; Hector *et al.* 2001; Tilman *et al.* 2002; Hawes *et al.* 2009; Diekötter y Crist 2013). En paisajes homogéneos, la pérdida de biodiversidad altera las interacciones bióticas y los patrones de la disponibilidad de recursos en los ecosistemas, lo que puede tener graves consecuencias ambientales locales, regionales y globales (Loreau *et al.* 2001).

1.2.2 Efectos sobre la biodiversidad biológica

La heterogeneidad del paisaje es un factor clave que sostiene la biodiversidad en los paisajes agrícolas (Holzschuh *et al.* 2007; Öckinger y Smith 2007) y en los paisajes naturales. Esta hipótesis, denominada de *biodiversidad-heterogeneidad de hábitat*, propone que la riqueza de especies aumenta debido a la disponibilidad mayor de hábitats en el paisaje, lo que a su vez es consecuencia del incremento en la

especialización y la coexistencia de especies que no compiten porque están adaptadas a ambientes diferentes (Shmida y Wilson 1985; Rosenzweig 1995; Poggio 2007). La evidencia empírica muestra que la distribución y la abundancia de las poblaciones, junto con sus interacciones, dependen de procesos que ocurren en escalas espaciales mayores que la local (parche, Tscharntke *et al.* 2005 b). A pesar de que los agro-ecosistemas son típicamente manejados de manera aislada dentro de una región, los cambios físicos, ecológicos y bio-geoquímicos tienen numerosos efectos en los ecosistemas adyacentes e incluso en los distantes. Un importante concepto que emerge de esta área de investigación es que los recursos presentes en un tipo de hábitat pueden subsidiar a los hábitats vecinos, impactando fuertemente sobre la disponibilidad de recursos y la estabilidad de las dinámicas locales (Oksanen *et al.* 1981; Marshall y Monnen 2002; Tscharntke *et al.* 2005 b; Rand *et al.* 2006), produciendo efectos distintos a los esperados basándose sólo en la dinámica *in situ* (Pulliam y Danielson 1991; With y Crist 1995). Los estudios tomando a escala de paisaje han demostrado ser útiles para examinar esas dinámicas. Factores tales como la proporción de hábitat no-cultivado, o la variedad de hábitats en los agro-ecosistemas, incrementan la abundancia y diversidad de las especies a escalas local y de paisaje (Burel *et al.* 1998, Moonen y Marshall 2001, Poggio *et al.* 2010).

Muchas especies, sino la mayoría, no se restringen al uso de los recursos en un único tipo de hábitat, sino que utilizan alternativamente diferentes elementos del paisaje (Botero-Garcés y Isaacs 2004). Los hábitats difieren en calidad (abundancia, y combinación de recursos, etc.), o en su complejidad estructural (afectando la permeabilidad del hábitat en la dispersión de los individuos). Por esto, la matriz del paisaje no debe ser estimada como “ecológicamente neutral” (Wiens *et al.* 1993). En este marco, el concepto de *meta-comunidades* (Leibold *et al.* 2004) es una herramienta conceptual novedosa que permite unir las diferentes escalas espaciales en ecología. Una *meta-comunidad* se define como un conjunto de comunidades locales que están unidas por la dispersión de múltiples especies que interactúan potencialmente (Leibold *et al.* 2004). Por ejemplo, las interacciones inter-específicas que ocurren en una red local de comunidades pueden afectar las probabilidades de colonización y extinción a mayores escalas que las típicamente utilizadas en las ecuaciones de dinámica poblacional.

1.3 Servicios ecosistémicos en el mosaico agrícola

En la actualidad, los paisajes agrícolas son considerados multi-funcionales, no sólo porque proveen de alimento, fibras, energía, y demás bienes comerciales (servicios ecosistémicos de provisión), sino porque también ofrecen servicios de regulación, de soporte y culturales (Millennium Ecosystem Assessment 2005; Pretty 2008). La persistencia de las poblaciones bióticas en los paisajes agrícolas es importante para mantener los servicios ecosistémicos (Clough *et al.* 2007; Öckinger y Smith 2007). Estos incluyen procesos como el mantenimiento de la fertilidad del suelo, la regulación del clima, la polinización y el control natural de plagas (Polis y Winemiller 1996; Chapin *et al.* 2000). La diversidad de especies tiene consecuencias funcionales debido a que el número y la identidad de las especies presentes determinan las características que influyen en los procesos ecosistémicos. Las características de las especies pueden mediar flujos de energía y materia directamente o alterando condiciones abióticas (por ejemplo, limitando recursos) que regulan las tasas de los procesos bio-geoquímicos (Chapin *et al.* 2000). En sitios altamente empobrecidos por el uso agrícola, y su alta frecuencia de disturbio, el mantenimiento de la funcionalidad productiva está ligado

fuertemente a la probabilidad de colonización desde el contexto (el área adyacente en torno de un sitio, Tscharntke *et al.* 2005 b), siendo los hábitats no-cultivados los que aportan una parte importante de la diversidad total.

1.4 Efectos de *spillover* en los mosaicos agrícolas

Los flujos de materia, energía e individuos entre hábitats vecinos representan importantes uniones en la dinámica de numerosos sistemas naturales (Polis y Hurd 1995; Tscharntke *et al.* 2005 b). Un ejemplo de estos flujos son los efectos de derrame (del inglés: *spillover*), los que ocurren por migración en respuesta al declive de la calidad del hábitat (Oksanen 1990; Rand *et al.* 2006). Estos efectos de *spillover* entre sistemas pueden similarmente ocurrir entre las interfases de hábitats con diferente grado de intervención antrópica, siendo un importante mecanismo que influye sobre la dinámica ecológica dentro de los hábitats (Tscharntke *et al.* 2005 b). Por ejemplo, los disturbios como la siega o la cosecha pueden forzar a los insectos sobrevivientes a buscar recursos en hábitats adyacentes menos afectados (Rand *et al.* 2006). Por otra parte, las implicancias de dicho movimiento pueden afectar el funcionamiento del agro-ecosistema (Bengtsson *et al.* 2002; Tscharntke *et al.* 2005 b). Por ejemplo, la vegetación espontánea, que sirve como hospedantes secundarios o reservorios de insectos que colonizan los lotes agrícolas, es considerada un componente importante del control biológico de plagas (Ekbom *et al.* 2000; Tscharntke *et al.* 2005 b). Las condiciones ambientales usualmente son más estables en los alambrados que en el interior de los lotes agrícolas. Esto se debe a que, en comparación con el área de los lotes que es cultivada regularmente, la franja de tierra debajo y a ambos lados de los alambrados prácticamente no es disturbada por las actividades agrícolas (Marshall y Moonen 2002). Es por ello que las franjas de los alambrados sostienen comunidades vegetales más complejas que las de los cultivos, lo que ofrece una combinación de recursos más amplia para diferentes grupos de artrópodos (Landis *et al.* 2000).

1.4.1 Cambios en los componentes de la diversidad

La diversidad en paisajes fragmentados consiste en dos componentes principales: la riqueza local promedio en un sitio (diversidad α) y el reemplazo de especies entre sitios (diversidad β). Según Wagner *et al.* (2000) y Whittaker *et al.* (2001) las diversidades α y β determinan la riqueza total del paisaje (diversidad γ). El número y las abundancias relativas de las especies en un hábitat particular dependerán de la diversidad regional de hábitats, como también de la disponibilidad de recursos y los disturbios a nivel local. En casos extremos, el ensamble local de especies es una consecuencia de los tipos de hábitats vecinos teniendo poco de relación con los recursos y condiciones del sitio de estudio (Pulliam 1988). La diversidad local (α) aumenta proporcionalmente con la diversidad regional (γ), constituyendo una proporción menor de esta última, siendo las comunidades locales generalmente insaturadas (Cornell y Lawton 1992; Srivastava 1999; Loreau 2000). Dicho incremento proporcional se espera que sea menor en los agro-ecosistemas, debido a su alta frecuencia de disturbios, junto al manejo de un limitado número de componentes planificados en comparación a los ambientes no-cultivados (Ghersa y León 1999; Winfree *et al.* 2009). Los hábitats no-cultivados en el contexto, representan fuentes de especies capaces de restablecer

funciones ecológicas donde fueron eliminadas. Esta observación hace de la colonización un factor central en la estructuración de las comunidades y las interacciones benéficas en estos hábitats (Hunter 2002; Tscharrntke *et al.* 2005 b; Rand *et al.* 2006). Así, el *spillover* actúa de manera positiva sobre la diversidad α , en cambio su influencia sobre la diversidad β depende de las propiedades del contexto (e.g., heterogeneidad de hábitats, contraste en el manejo, dinámica temporal, etc., Shmida y Wilson 1985). El recambio de especies (diversidad β) depende de las propiedades del contexto, por ejemplo la heterogeneidad entre lotes puede deberse a: (i) la dinámica temporal de los cultivos, ocupados con cultivos diferentes en una misma estación de crecimiento (maíz, soja y trigo/soja), (ii) utilización de la tierra de diferente manera (pasturas) y su arreglo espacial en el mosaico, (iii) variabilidad en el manejo entre lotes (intensidad y frecuencia de aplicaciones; Gabriel *et al.* 2006), (iv) alto contraste entre lotes próximos, y (v) incremento de la longitud y complejidad de la red de alambrados. Las situaciones enumeradas son algunas de las que favorecerían que se manifieste un reemplazo de especies mayor como resultado del balance entre la dinámica de creación y destrucción de micro-sitios disponibles en los bordes del lote y el establecimiento de relaciones fuente-destino con el alambrado.

1.4.2 Cambios en los patrones generales de distribución de especies dentro del lote

El manejo agronómico, incluyendo el uso de agro-químicos, las labranzas, las rotaciones y el manejo de los hábitats no-cultivados, convierte a los campos agrícolas en hábitats empobrecidos en especies vegetales y animales. El patrón interno en la distribución de especies del sitio está determinado por la frecuencia e intensidad del manejo agrícola, manteniéndose aquellas especies con la capacidad de tolerar y perpetuarse en dichas condiciones (Burel *et al.* 2004). Esos fenómenos actuarían homogeneizando las comunidades de artrópodos dentro de los cultivos (Hendrickx *et al.* 2007; Flohre *et al.* 2011), resultando en una alta dominancia de unas pocas especies (Fournier y Loreau 1999; Schweiger *et al.* 2005). Sin embargo, estudios enfocados en los sistemas cultivados han demostrado que los insectos están fuertemente influenciados por la estructura del paisaje en un amplio rango de escalas espaciales (Tscharrntke *et al.* 2005 b; Hendrickx *et al.* 2007). Por ejemplo, la abundancia, la diversidad y/o el impacto potencial de los enemigos naturales se incrementan al aumentar el área o la diversidad de hábitats no-cultivados en el paisaje circundante al cultivo (efecto de *spillover*, Rand *et al.* 2006). Estos subsidios modifican la huella del manejo sobre el patrón de especies en el cultivo, suavizando así los efectos negativos locales debido al manejo, el nivel de mitigación y su influencia serán consecuencia directa de la distancia a los hábitats no-cultivados y el grado de heterogeneidad en el paisaje.

1.4.3 Disrupciones en las interacciones bióticas

Las interacciones bióticas son sensibles a los cambios en el entorno físico y químico, del sitio y de las características específicas estacionales, tales como el micro-clima, el tipo de suelo y la historia de manejo, afectando la manera en que la biota interactúa (Marshall y Moonen 2002; Schweiger *et al.* 2005; Shennan 2008). Por ejemplo, en el caso de los agro-químicos, una fracción significativa de los pesticidas

aplicados no alcanza a las plagas “objetivo”, y en su lugar se mueve hacia áreas adyacentes por lixiviación o deriva aérea, donde puede tener un impacto importante sobre la diversidad y la abundancia de las especies “no objetivo”, con efectos complejos sobre los procesos de los ecosistemas y las interacciones tróficas (Matson *et al.* 1997). Un sistema homogéneo en el uso de la tierra con manejo estandarizado tendría consecuencias negativas sobre las especies sensibles, teniendo en última instancia efectos sobre los servicios del ecosistema (Colunga-García *et al.* 1998). Además, la homogeneización del paisaje afectaría la estabilidad y la resistencia ante invasiones biológicas (Zavaleta y Hulvey 2004).

1.4.3.1 Cambios en la estructura trófica de gremios

Los efectos de la heterogeneidad del paisaje pueden observarse al analizar los patrones de la estructura trófica de gremios, ya que las especies dentro de cada gremio presentan algún grado de solapamiento en sus necesidades y requerimientos. Estos grupos tróficos pueden definirse de acuerdo a los rasgos relacionados con la adquisición de recursos (Hawes *et al.* 2009). Schweiger *et al.* (2005) demostraron que las características del paisaje representa la mayor parte de la variabilidad de los gremios tróficos. La conectividad espacial de los hábitats no-cultivados determina predominantemente la distribución de los gremios tróficos. La utilización diferencial de hábitats entre especies, y entre distintos grupos tróficos, permite analizar como la heterogeneidad del paisaje afecta la complejidad estructural de gremios, afectando en última instancia el servicio ecosistémico que provee (Hanski y Gilpin 1997; Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Zhang *et al.* 2007; Moonen y Bàrberi 2008).

1.4.3.2 Cambios en las redes tróficas Planta-Minador-Parasitoides

En ecosistemas con mayor diversidad de hábitats se estima que las redes de interacción sean más complejas debido al mayor número de especies que interactúan. Persson *et al.* (1996) obtuvieron una relación positiva entre la diversidad de especies, potencialmente relacionada con la longitud de la red trófica, y la heterogeneidad de hábitats (Paine 1966; Yodzis 1984; Haddad *et al.* 2009; Chase 2010). En consecuencia, los paisajes más heterogéneos deberían mantener mayor diversidad, con comunidades saturadas en las que los brotes de plagas (*outbreaks*) son menos probables (Huxel y McCann 1998; Srivastava 1999; McCann 2000; Tylianakis *et al.* 2006). Dentro de las redes de interacción ecológicas, las redes tróficas proveen una poderosa herramienta para examinar comunidades complejas de especies que interactúan a través de los niveles tróficos, revelando así los componentes funcionales de la diversidad (Willis y Memmott 2005; Macfadyen *et al.* 2009). La descripción sobre qué especie se alimenta de qué otra provee datos trazables sobre la diversidad, las interacciones entre especies, además de la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Dunne *et al.* 2002). Por ejemplo, en el caso del manejo de plagas, estudiar la complejidad de las redes tróficas nos permitiría conocer la robustez del sistema para resistir la invasión de especies nóveles (*i.e.* especies externas que invaden un área debido a la baja resistencia biótica, Macfadyen *et al.* 2009). La cuantificación de las interacciones entre las especies de los niveles de la comunidad es una aproximación novedosa, reflejando el objeto de estudio sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades en diferentes circunstancias del paisaje.

La mayoría de los trabajos que abordan la relación entre biodiversidad y heterogeneidad del paisaje en agro-ecosistemas están altamente representados en paisajes agrícolas del hemisferio Septentrional, principalmente en Europa y América del Norte. En dichos sistemas el tamaño promedio de los lotes agrícolas está comprendido entre 8-16 ha (áreas de grano fino, Rundlöf *et al.* 2008; Merckx *et al.* 2009; Persson *et al.* 2010), donde existe una alta heterogeneidad representada por un número mayor de usos de la tierra (Burel *et al.* 1998; Weibull *et al.* 2000; Tscharntke *et al.* 2005 b; Fahrig *et al.* 2011). Además, se agrega el hecho que en estos paisajes se encuentran áreas semi-naturales y naturales con remanentes de la vegetación original (*e.g.* bosques). En la Pampa Ondula, dado que el área ocupada por la vegetación prístina es casi nula, los hábitats semi-naturales están asociados con elementos antrópicos del paisaje (*e.g.*, alambrados, bordes de rutas y caminos, arboledas, terraplenes de ferrocarril, áreas peridomésticas, etc.). Sobre estos hábitats artificiales se han ensamblado comunidades nóveles con mezclas de especies nativas y exóticas (Ghersa y León 1999). Muy pocos estudios tienen en cuenta la diversidad de cultivos, mientras que la mayoría describe la complejidad del paisaje con los porcentajes del área ocupada por hábitats naturales, sin discutir las semejanzas y diferencias, ni tampoco la temporalidad y fenología de los cultivos particulares. Esto implica que, para entender los efectos de la estructura del paisaje sobre la diversidad, necesitamos enriquecer la perspectiva hábitat-matriz con otra que considere la heterogeneidad de usos de la tierra, tanto en su composición como en la regularidad del arreglo espacial (Fahrig *et al.* 2011). En síntesis, los paisajes agrícolas pampeanos son sistemas únicos para aislar la influencia de la heterogeneidad composicional y del arreglo espacial del uso de la tierra sobre los efectos de *spillover* y la estructuración trófica de las comunidades de artrópodos.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

El objetivo general de esta Tesis Doctoral fue evaluar los efectos de la heterogeneidad del paisaje (contexto) sobre la estructura trófica y la diversidad de las especies de artrópodos en los cultivos predominantes de la Pampa Ondulada. Asimismo, se determinó el rol de los hábitats no-cultivados adyacentes a los cultivos, como los alambrados, y de las comunidades vegetales como mediadores del mantenimiento de la diversidad de artrópodos, mediante la modificación de la magnitud de los efectos de *spillover* que ocurren en las interfases.

1.5.2 Objetivos específicos

1. Estudiar los cambios en los componentes aditivos de la diversidad de especies de artrópodos aéreos en cultivos de soja de la Pampa Ondulada y sus relaciones con la heterogeneidad del paisaje (*Capítulo 2*).
2. Estudiar la influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la magnitud del efecto de borde (*spillover*) como proceso estructurador de las comunidades de artrópodos aéreos en cultivos de soja (*Capítulo 3*).

3. Caracterizar, en diferentes escalas espaciales (sitio, vecindario y paisaje), los factores de la heterogeneidad que afectan la estructura trófica y el patrón de distribución de las especies de artrópodos epigeos en los cultivos anuales predominantes (*Capítulo 4*).
4. Identificar los ensambles de parasitoides sobre herbívoros nóveles (*L. commelinae*) en paisajes de la Pampa Ondulada con diferente heterogeneidad, describiendo la riqueza del ensamble de especies parasíticas y las características de la red de interacción ecológica (*Capítulo 5*).

1.6 Hipótesis

1.6.1 Hipótesis general

Las variaciones en los niveles de heterogeneidad del paisaje, como consecuencia del uso diferencial de la tierra y el arreglo espacial de los hábitats no-cultivados, determinan redes de interacción más complejas en los ensambles de artrópodos. En paisajes con arreglos espaciales regulares, la heterogeneidad es baja y los efectos locales de manejo son el principal determinante de la distribución de la diversidad. Así, la densidad de hábitats no-cultivados en el paisaje es baja y las interacciones bióticas escasas. Por el contrario, en paisajes con arreglos espaciales más irregulares la heterogeneidad es mayor, donde se incrementa la proporción y densidad de hábitats no-cultivados. La alta heterogeneidad del paisaje incrementa la diversidad de especies y la complejidad de las redes tróficas, debido a la disponibilidad de una combinación más amplia de recursos en el contexto.

1.6.2 Hipótesis específicas

(*Hipótesis i*) Cuanto más heterogéneo es el paisaje (*i.e.*, mayor heterogeneidad en la composición y en el arreglo espacial), se incrementa la riqueza de especies que mantiene (diversidad γ), debido al incremento de hábitats no-cultivados (Figura 1.1 *i*). Por lo cual, la disminución en la heterogeneidad de los paisajes agrícolas, debido a la disminución de los hábitats no-cultivados y la menor diversidad de uso, tiene un efecto negativo sobre la diversidad de artrópodos aéreos en los cultivos de soja. El reemplazo de especies (β) refleja la heterogeneidad entre los distintos usos en el paisaje (aumentando la diversidad β a mayor heterogeneidad), mientras que la diversidad α es afectada principalmente por las condiciones ambientales locales (por ejemplo, disturbios, competencia, depredación). Entonces, β es más sensible que α al cambio en el porcentaje de área de hábitats no-cultivados. Predicción 1: la diversidad γ disminuye a medida que la heterogeneidad del paisaje disminuye. Predicción 2: la diversidad β aumentará en paisajes con mayor heterogeneidad. Predicción 3: La mayor estabilidad y heterogeneidad estructural de los alambrados permitiría valores de diversidad local más alta que en el interior del cultivo de soja ($\alpha_{\text{alambrado}} > \alpha_{\text{posición dentro lote}}$). Predicción 4: la composición de especies difiere entre los alambrados y las posiciones dentro del cultivo, siendo la diversidad $\beta_{\text{dentro lote}}$ (reemplazo de especies entre posiciones) y la diversidad $\beta_{\text{entre lotes}}$ (reemplazo de especies entre lotes en el paisaje) las de mayor contribución a la riqueza total del paisaje (γ_{paisaje}).

(*Hipótesis ii*) El patrón de distribución de las especies aéreas dentro del cultivo de soja tiene relación directa con la heterogeneidad del paisaje, debido a que la combinación de usos en el contexto es un determinante relevante del *pool* de especies (Figura 1.1 *ii*). Estos efectos de borde mitigaran efectos locales de manejo, siendo el grado de mitigación dependiente de la posición relativa al margen del cultivo. Predicción 1: en paisajes más heterogéneos en el uso de la tierra, la magnitud del efecto de borde tendrá un punto de quiebre (*break-point*) más profundo dentro del cultivo. Predicción 2: el valor negativo de la pendiente entre el alambrado y el punto de quiebre será mayor en paisajes menos heterogéneos. Predicción 3: la diversidad en el cultivo de soja será mayor en los paisajes más heterogéneos en comparación a los menos heterogéneos (nivel de constancia). Predicción 4: la equitatividad en la dominancia (equitatividad de Pielou) entre posiciones dentro del cultivo de soja será mayor en los paisajes más heterogéneos. Predicción 5: la similitud de la fauna entomológica entre la comunidad del alambrado en relación con cada posición en el cultivo disminuirá a medida que nos alejamos del borde del cultivo, siendo más importante la homogeneización de las comunidades de artrópodos en los paisajes con menor heterogeneidad.

(*Hipótesis iii*) La heterogeneidad del paisaje produce sinergismos en las interfaces entre cultivos y hábitats no-cultivados (efecto *ecotonal*) manteniendo una diversidad mayor de especies dentro de los cultivos (maíz, soja y trigo/soja) ubicados en paisajes con mayor heterogeneidad de hábitat (Figura 1.1 *iii*). Predicción 1: la diversidad α del alambrado y en las posiciones más cercanas a él dentro del cultivo aumentan cuanto mayor sea la heterogeneidad del paisaje. Predicción 2: la heterogeneidad del vecindario influye de manera positiva sobre la diversidad de artrópodos epigeos para todas las posiciones del cultivo. Predicción 3: la heterogeneidad del paisaje incrementa la complejidad de la estructura trófica de artrópodos, aumentando la abundancia y riqueza de los niveles superiores (parasitoides y depredadores) en alambrados. Predicción 4: el efecto *ecotonal* en el alambrado influye a través de efectos del *spillover* en la diversidad interna del cultivo, siendo más notoria en los paisajes más heterogéneos.

(*Hipótesis iv*) La heterogeneidad del paisaje mantiene una diversidad mayor de especies, por lo cual la estructura de la red de interacciones ecológicas, en los alambrados, se tornará más compleja en los paisajes con mayor heterogeneidad (Figura 1.1 *iv*). Predicción 1: la diversidad local de (α parasitoides) del ensamble de parasitoides para larvas herbívoras disminuirá cuanto menor sea la heterogeneidad del paisaje. Predicción 2: la frecuencia de las asociaciones a escala local entre herbívoros/parasitoides será mayor en paisajes con mayor heterogeneidad en el uso de la tierra. Predicción 3: a escala local, los herbívoros inmersos en una alta heterogeneidad del paisaje tienen una mayor probabilidad de ser parasitados definiendo así niveles de parasitismo mayores. Predicción 4: los paisajes menos heterogéneos presentan valores de dominancia mayores en el ensamble de parasitoides (γ paisaje) que actúa sobre una especie herbívora (*L. commelinae*).

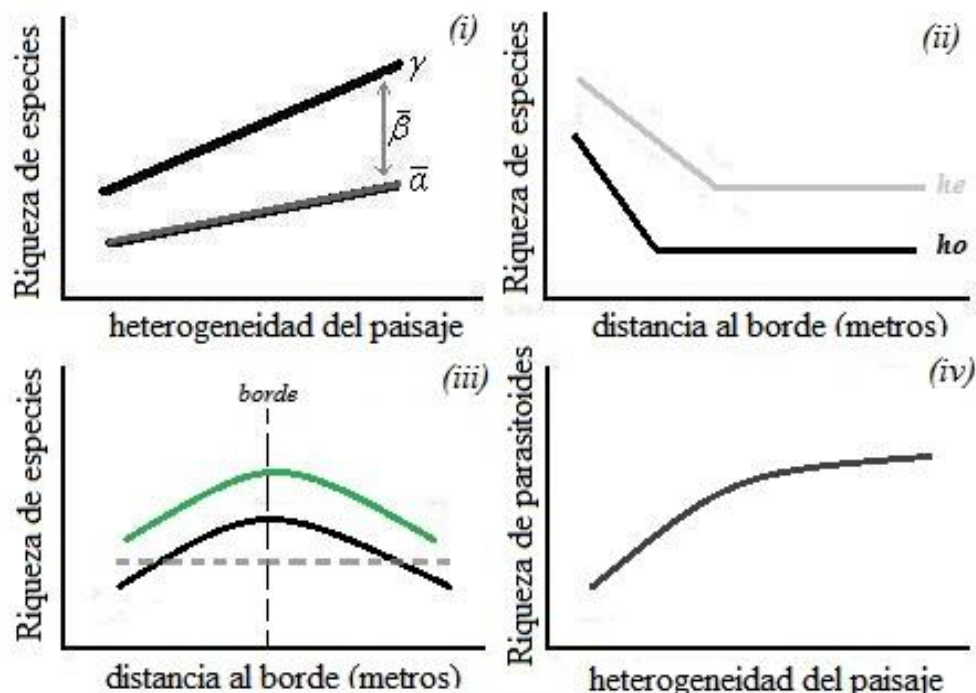


Figura 1.1 Representación esquemática de las predicciones asociadas a las hipótesis específicas. (i) efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre los componentes de la diversidad de artrópodos aéreos; (ii) efectos de borde en paisajes con heterogeneidad diferente, he : paisaje más heterogéneo, ho : paisaje más homogéneo; (iii) efectos de borde esperados entre pares de cultivo, la línea discontinua indica el modelo con efecto nulo, mientras que las líneas continuas muestran efectos ecotonaes en el alambrado con diferente heterogeneidad del paisaje (línea verde: paisaje heterogéneo, línea negra: paisaje homogéneo); y (iv) efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad en el ensamble de parasitoides de *L. commelinae*.

1.7 Estructura general de la Tesis

La Tesis está constituida por seis capítulos, donde cada uno está organizado con una breve introducción, seguido por los detalles de la metodología adoptada para cumplir con el objetivo particular, el desarrollo consecuente de los resultados, y finalizando con la discusión y conclusiones. Esta estructura permite ordenar los hallazgos resultantes de estudiar los efectos de la heterogeneidad del paisaje a distintos niveles (*i.e.*, componentes de la diversidad, patrones espaciales, estructura trófica e interacciones ecológicas) a través de diferentes aproximaciones.

En el Capítulo 2 se caracterizan los cambios en los componentes de la diversidad (diversidad α , diversidad β) de las comunidades de artrópodos aéreos, en función de la distancia desde el alambrado hacia el interior del lote y de la heterogeneidad del paisaje. En el Capítulo 3, siguiendo la misma metodología que en el capítulo anterior, se analizaron los cambios en los patrones de la diversidad, la dominancia y la similitud de especies, para luego determinar la relevancia de la heterogeneidad del paisaje sobre la magnitud de los efectos de borde (*spillover*) en lotes con manejo agrícola y características estructurales similares (forma y tamaño). En el Capítulo 4, se estudia el efecto de la heterogeneidad espacial a diferentes escalas (sitio, vecindario y paisaje)

sobre el patrón espacial de artrópodos epigeos correspondientes a las diferentes posiciones del lote agrícola (alambrado, borde, cabecera e interior), y su estructura trófica asociada. En el Capítulo 5, a través de la instalación de huéspedes noveles (*L. commelinae*), se estudió el efecto de la heterogeneidad del paisaje sobre la capacidad reguladora. Por otra parte, se confeccionó la red de interacciones para cada heterogeneidad del paisaje.

En el Capítulo 6, los resultados expuestos en los cuatro capítulos anteriores sobre los efectos de la heterogeneidad del paisaje en diferentes escalas se discuten en concordancia con la teoría ecológica y con el conocimiento actual sobre la relación diversidad – heterogeneidad – funcionalidad ecológica, poniendo énfasis en los aspectos novedosos. Además, en este último capítulo se abordan las perspectivas futuras en líneas de investigación relacionadas con la planificación del paisaje para mantener servicios ecosistémicos, por ejemplo, el control biológico asociado con los efectos de *spillover*.

Capítulo

2

**La diversidad de artrópodos aéreos y su
relación con la heterogeneidad del
paisaje agrícola**

2.1 Introducción

Las actividades antrópicas, especialmente las agrícolas, han transformado los ecosistemas terrestres en los últimos 50 años a tasas sin precedentes (Baldi y Paruelo 2008; Foley *et al.* 2011). Los cultivos agrícolas y pasturas implantadas son los tipos de usos de la tierra predominantes en cerca de un tercio de la superficie terrestre libre de hielo, lo que ha tenido un profundo impacto ecológico a nivel de paisaje (Scherr y McNelly 2008). Además, los humanos manipulan cerca del 70% del área total de los ecosistemas templados y tropicales, donde obtienen la mayor parte de las fuentes de alimento y de recursos madereros (Pimentel *et al.* 1992; Millennium Ecosystem Assessment 2005). Dadas las grandes extensiones de tierra asignadas a la agricultura a nivel mundial, sumado a que en las regiones tropicales existe todavía mucha tierra agrícola bajo gestión tradicional (Perfecto *et al.* 1997), una parte substancial de la diversidad global está contenida en los agro-ecosistemas (Pimentel *et al.* 1992; Jackson *et al.* 2007).

La conversión de las áreas naturales a la agricultura y, posteriormente, la intensificación del uso agrícola de la tierra, han alterado las interacciones bióticas y los patrones de disponibilidad de recursos en los ecosistemas, lo que tuvo consecuencias ambientales serias a escala local, regional y global (Matson *et al.* 1997). La disminución en la diversidad de especies como resultado de la intensificación agrícola ha sido ampliamente documentada en diferentes escalas y para diversos grupos taxonómicos, tales como pequeños mamíferos, aves, plantas y artrópodos (Andreasen *et al.* 1996; Gregory *et al.* 2000; Stoate *et al.* 2001; Bengtsson *et al.* 2005). Teniendo consecuencias muy severas en el funcionamiento ecosistémico, como por ejemplo, cambiando la productividad de los pastizales (Spehn *et al.* 2005), disminuyendo la resistencia a las invasiones de malezas (Zavaleta y Hulvey 2004), menor calidad de los servicios de polinización (Le Féon *et al.* 2013) y menor control biológico sobre plagas (Tscharntke *et al.* 2007). En última instancia, la pérdida de diversidad implica un riesgo para asegurar la provisión de servicios de los ecosistemas, así como los procesos ecosistémicos que sustentan el bienestar humano (Swift y Anderson 1993; Altieri 1999; Chapin *et al.* 2000).

Esta perspectiva valora a los agro-ecosistemas como sistemas clave para el mantenimiento de la diversidad biológica, debido a que ocupan un área importante de la superficie terrestre y están ampliamente distribuidos en diferentes regiones alrededor del globo (Jackson y Piper 1989; Hazell y Wood 2008), las que difieren en sus condiciones ambientales y en sus historias evolutivas y de uso de la tierra. Además, las áreas agrícolas sufren importantes alteraciones antrópicas capaces de disminuir la diversidad biológica (Stoate *et al.* 2001; Benton *et al.* 2003; Butler *et al.* 2007). En consecuencia, las medidas de conservación para mantener la diversidad biológica intrínseca son de suma importancia en estos sistemas. La mayoría de las especies están ubicadas en tierras manejadas para la agricultura, en forestaciones y en zonas urbanas (Pimentel *et al.* 1992). Como resultado de estas características, los paisajes agrícolas necesariamente juegan un papel importante en la conservación futura de gran parte de la biota de la Tierra (Vandermeer y Perfecto 2007; Haslem y Bennett 2011).

La mayor parte de los paisajes originalmente más diversos han sido simplificados y actualmente reciben un manejo agrícola intensivo (Robinson y Sutherland 2002; Benton *et al.* 2003). En ellos, la simplificación en el uso de la tierra promovió la homogeneización de las comunidades a nivel local, provocando profundos cambios en el recambio de especies entre sitios (diferencias en la composición de especie). Además,

los detrimentos de la riqueza en escalas mayores pueden modificar la riqueza de especies en escala local (Cadotte 2006). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la heterogeneidad del paisaje actúa en diferentes escalas espaciales, por ejemplo, a la intensificación a nivel de paisaje se agregan los efectos a escala de sitio (Tscharntke *et al.* 2005 a). Por lo tanto, los patrones de distribución de especies en un sitio se ven afectados, en mayor o menor grado, por las características del paisaje que le provee contexto.

Una herramienta muy utilizada para evaluar la diversidad a diferentes escalas espaciales es la partición aditiva (Lande 1996; Legendre *et al.* 2005; Wagner *et al.* 2000), donde la diversidad total (diversidad γ) se divide en un componente local, la diversidad α , la cual es el promedio en la escala del sitio (o parcela de muestreo), y un componente que representa el recambio de especies entre los sitios (o parcelas), la diversidad β . La diversidad β es una medida de la variación (o similitud) en la composición de especies entre sitios. El recambio de especies (diversidad β) entre sitios, y entre regiones se ha demostrado que contribuye hasta el 80% a la riqueza total (diversidad γ) de especies de artrópodos (Tylianakis *et al.* 2006; Flohre *et al.* 2011) y de plantas (Wagner *et al.* 2000; Gabriel *et al.* 2006; Poggio *et al.* 2010).

Desde un punto de vista aplicado, una comprensión más completa de los efectos del paisaje sobre los componentes de la diversidad puede ser útil para seleccionar la escala apropiada para los esfuerzos de conservación (Gering *et al.* 2003; Flohre *et al.* 2011). El aumento de la heterogeneidad del paisaje fomenta incrementos en el recambio de especies (diversidad β), con efectos positivos tanto sobre la riqueza total del paisaje (diversidad γ) como la riqueza local (diversidad α), debido a efectos de *spillover* entre hábitats (Figura 1.1 i). En el estudio realizado, aplicamos la partición aditiva de la diversidad para un conjunto de datos de diversidad de artrópodos aéreos registrado en cultivos de soja inmersos en distintos paisajes de la Pampa Ondulada. Analizamos los efectos de la composición y la configuración del paisaje sobre los componentes de la diversidad de artrópodos en paisajes agrícolas, sugiriendo que: (1) la heterogeneidad del paisaje tiene efectos positivos sobre la riqueza de artrópodos, siendo la diversidad β la que más contribuye a la diversidad total; (2) la simplificación del paisaje homogeniza las comunidades entre las posiciones dentro del sitio, y entre sitios, afectando negativamente el recambio de especies en ambas escalas; y (3) los efectos del arreglo espacial no sólo están relacionados con la pérdida de diversidad local, sino que también se relacionan con la disminución de la diversidad en escalas espaciales mayores.

2.2 Materiales y Metodología

2.2.1 Región de estudio

La pradera Pampeana es heterogénea en sus tipos de suelos, por lo cual utilizando dichos patrones junto a los de las precipitaciones, la región puede sub-dividirse en siete áreas agroecológicas (Figura 2.1). Las precipitaciones, así como la materia orgánica del suelo y los contenidos de nutrientes, disminuyen desde el este al oeste. La Pampa Ondulada, la sub-región más afectada por la intensificación agrícola, se encuentra en el NE de la región Pampeana, desde los 34° hasta 36° de latitud S, y desde los 58° a los 62° de longitud O. Esta sub-región se extiende a lo largo del Río Paraná desde el NO hacia el SE, limitando en el sur con la Pampa Deprimida. El clima es templado húmedo sin estación seca y con un verano muy cálido, siendo la temperatura media anual de 17°C y el promedio anual de precipitaciones varía entre 900 a 1000 mm (Hall *et al.* 1992). En la

Pampa Ondulada predominan los suelos profundos y bien drenados, lo cual provee condiciones para el cultivo continuo (Viglizzo *et al.* 2003, 2004). Los suelos de esta sub-región son principalmente Argiudoles, los que se caracterizan por presentar un horizonte sub-superficial de acumulación de arcillas (horizonte argílico), son muy productivos con limitaciones nulas a escasas, siendo aptos para la producción de cultivos de alto potencial de rendimiento (INTA 1990).

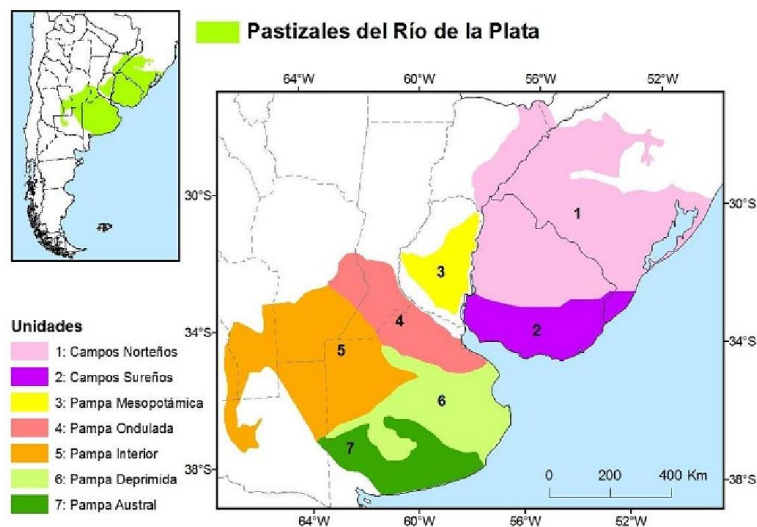


Figura 2.1 Región Pampeana de la República Argentina, dividida en sus subregiones. El río Paraná establece el límite entre la *Pampa Ondulada* (zona rosada) y la *Mesopotámica* (León *et al.* 1984; Weyland 2011).

La topografía es suavemente ondulada, siendo atravesada por cañadas, arroyos y ríos de mediana extensión. Los cursos de agua más importantes en el área de estudio son, de noroeste a sudeste, los arroyos del Medio y arroyo Ramallo, con sus afluentes secundarios Manantiales Grande y Manantiales Chico; el sistema del arroyo Pergamino y el río Arrecifes, con sus tributarios, el arroyo Dulce y los ríos Rojas y Salto (Poggio 2007). El paisaje en esta sub-región, aunque es bastante homogéneo debido a sus características originales y el uso agrícola predominante, cambia gradualmente en sentido sudoeste-noreste desde el centro de la Pampa Ondulada hacia el río Paraná. En el sudoeste, desde los alrededores de la ciudad de Rojas hacia la de Pergamino, la fisonomía del paisaje es la de una planicie con interfluvios planos, atravesada por los cauces del río Rojas y los arroyos Dulce y Pergamino. Hacia el noreste, el área es atravesada por una trama de cañadas y arroyos con cauces bien definidos, que desaguan en el río Paraná, observándose un paisaje de lomas amplias, algunas con pendientes largas hacia los arroyos, definiendo planos aluviales extensos y bien marcados (Poggio 2007).

2.2.2 Historia del uso de la tierra

La vegetación prístina corresponde a pastizales méxicos de hierbas dominados por una combinación rica de especies gramíneas C3 y C4 (Parodi 1930, 1947; Lewis *et al.* 1985; Ghersa y León 1999). Sin embargo, la región ha sido ampliamente transformada para cultivos anuales y cría de ganado desde finales del siglo XIX (Viglizzo *et al.* 2011). El maíz, cultivo estival dominante durante más de un siglo, fue rápidamente

reemplazado por el cultivo de soja, luego de la adopción en 1996 de las variedades modificadas genéticamente para tolerar el herbicida glifosato. Hoy en día, la soja es el cultivo estival predominante (aproximadamente 65% de las tierras de cultivo, MAGyP 2010), siendo sembrado en fechas óptimas a principios de noviembre, mientras que el maíz se siembra generalmente a principios de octubre. La soja también se siembra como doble cultivo a mediados de diciembre inmediatamente después de la cosecha de cultivos de invierno, sobre todo de trigo, el cultivo invernal más frecuente en esta región (Poggio *et al.* 2010). El doble cultivo de soja tiene un menor rendimiento debido a la fecha de siembra tardía. Así, la secuencia de cultivo más común en el área de estudio es maíz, soja de primera siembra y el doble cultivo de trigo/soja (Poggio *et al.* 2013). Donde el maíz ha sido reemplazado totalmente por la soja, la secuencia de cultivos se ha simplificado a soja - trigo/soja, aunque no es raro encontrar numerosos campos sembrados con soja durante varios años consecutivos. Prácticamente todos los cultivos en la actualidad se siembran utilizando prácticas de labranza reducida, mientras que el arado se ha vuelto muy infrecuente y casi exclusivamente utilizado para cultivar maíz (Satorre 2001).

2.2.3 Sitios seleccionados

En un área de 5.000 km² de la Pampa Ondulada (Figura 2.2), extendida entre los 33° 43' – 34° 40' S y 59° 42' – 59° 45' W en el noroeste de la Provincia de Buenos Aires, se seleccionaron 70 lotes cultivados con soja de primera (sitios). Estos lotes se encuentran lindantes a caminos rurales secundarios y terciarios, con estructura similar en sus bordes herbáceos (Figura 2.3) y con un tamaño promedio de 60 ha. Se mantuvieron pautas en la selección de los lotes de soja, en relación con la estructura de los bordes de caminos, estos estaban conformados por un talud de 2 metros aproximadamente, un dique de poca profundidad (1 metro de desnivel a la altura del alambrado) y una banquina de 2 o 3 metros.

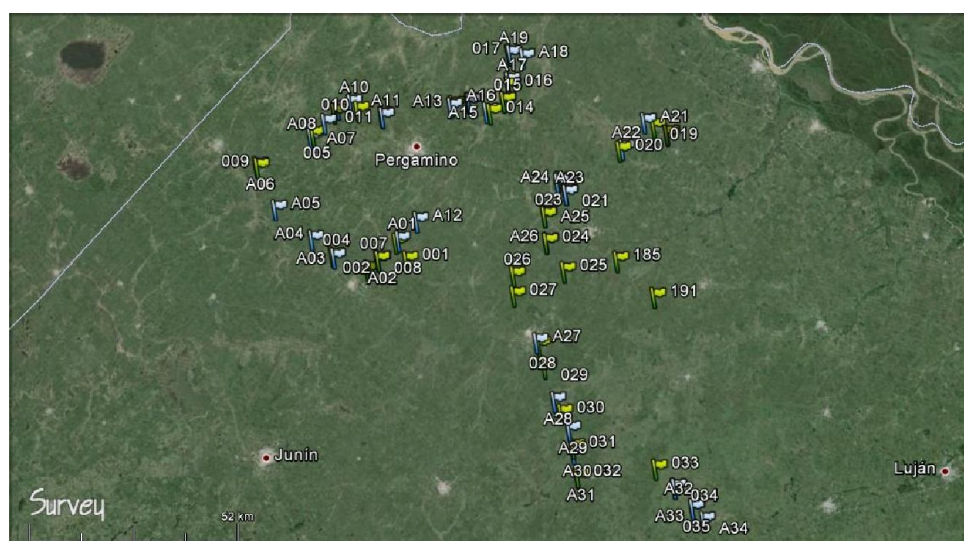


Figura 2.2 Imagen satelital del área de estudio, se presentan los puntos de muestreo con la red de arrastre para la campaña 2009/2010 (puntos amarillos) y para la campaña 2010/2011 (puntos blancos).

2.2.4 Muestreo de artrópodos

Se relevaron los artrópodos aéreos en dos campañas consecutivas (verano de 2009/2010 y 2010/2011), con dos fechas de muestreo en cada campaña. Los muestreos se realizaron, a lo largo de una transecta por sitio ubicada de manera perpendicular al alambrado, donde se definieron seis estaciones de muestreo, una ubicada en el borde del cultivo más próximo al alambrado (0 m), mientras que las cinco restantes se ubicaron a distancias crecientes de éste (4, 8, 16, 32 y 64 metros). El muestreo se realizó entre las 10 hs y las 17 hs y cuando las condiciones meteorológicas eran favorables para la actividad de artrópodos (es decir, temperaturas por encima de 20°C con días soleados, y con vientos moderados o ausentes), el orden de los sitios de muestreo fue variado entre semanas (Torretta y Poggio 2013).

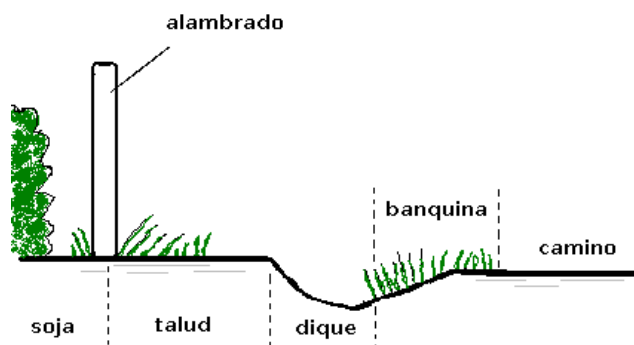


Figura 2.3 Estructura general de los bordes de camino seleccionados para los muestreos con red de arrastre, se detallan las diferentes secciones (talud, dique y banquinas) del borde herbáceo.

Los artrópodos aéreos fueron capturados utilizando un método estandarizado de barrido (sweep-net, Di Giulio *et al.* 2001), en cada posición se realizaron tres barridos de 180° con una red de arrastre de 39 cm de diámetro equipado con un paño pesado adecuado para muestreo de insectos en la vegetación. Los insectos capturados se colocaron en bolsas de polietileno rotuladas, manteniéndolas en frío, hasta su clasificación, siendo determinados los especímenes a nivel de orden, familia o especie.

2.2.5 Caracterización de la heterogeneidad del paisaje

Siguiendo los procedimientos de Guerschman *et al.* (2003), se caracterizó la cobertura y el uso de la tierra a través del análisis del índice diferencial de vegetación normalizado (NDVI). Para cada año muestreado, cuatro imágenes satelitales Landsat TM+ (Path 226, Row 83 y Row 84) pertenecientes a las escenas de diciembre, febrero y marzo se co-registraron con la escena de octubre usando no menos de 30 puntos de control (verdad de tierra) dispersos por las escenas. Las observaciones de campo (verdad de tierra) se utilizaron para verificar las imágenes satelitales, discriminar entre los mayores usos de tierra (pasturas, soja, maíz, sorgo, etc.) y definir los principales tipos de elementos no-cultivados. En todos los casos se utilizó el método de vecino más próximo (*nearest neighbour method*). El NDVI tiene una muy alta correlación con la productividad primaria neta aérea, demostrado tanto para vegetación natural, pasturas y cultivos (Asrar *et al.* 1984; Paruelo *et al.* 2000). El NDVI se calcula como el cociente entre $(RL-R)/(RL+R)$ donde RL es el rojo lejano (banda 4 en Landsat TM+) y R es la

banda del rojo (banda 3 de Landsat TM+). Para finalizar se generó una imagen final compuesta con los NDVI de las cuatro escenas. Se identificaron siete clases de cobertura terrestre que incluyen al cultivo de soja, el cultivo de maíz y el doble cultivo trigo/soja, como tierras de cultivo dedicadas a cosechas anuales, arboledas, zonas urbanas, recursos forrajeros y zonas ribereñas (estanques, riberas de arroyos y humedales).

El área y el perímetro de cada tipo de uso de la tierra fueron calculados en círculos de 2,5 km de radio (1963,5 ha) tomando como centro a cada uno de los campos muestreados (Arcview 9.3, ESRI 2008). La densidad del alambrado ($m\ ha^{-1}$) y la diversidad de hábitat general ($exp^{H'}$, donde H' es el índice de diversidad de Shannon) se calcularon como medidas directas de la complejidad del paisaje dentro de cada círculo (Tscharntke *et al.* 2005 a; Poggio *et al.* 2010). La densidad del alambrado se obtuvo al dividir la longitud de cerca por el área del círculo de 2,5 km de radio. El índice de diversidad de Shannon modificado ($exp^{H'}$) se calculó de la zona proporcional ocupada por los siete clases de cobertura terrestre en cada círculo.

Tabla 2.1 Descripción de los cuatro tipos de paisajes identificados en relación con su heterogeneidad en el uso de la tierra. Los valores presentados son la media y el desvío estándar del porcentaje del área ocupada por diferentes usos y parámetros métricos del paisaje.

Heterogeneidad	n	Soja	Maíz	Trigo/Soja	Pastura	MPAR	NumP	ED	exp (H')
<i>I</i>	18	61	12	12	14	9944.5	187.4	28.4	3.1
		± 5	± 4	± 4	± 5	294	14.6	1.5	0.04
<i>II</i>	13	37	13	21	28	13267.5	224.9	29.6	3.4
		± 9	± 9	± 4	± 13	1299.9	8.3	0.8	0.13
<i>III</i>	20	48	11	22	18	10436.1	199.5	27.9	3.5
		± 6	± 5	± 9	± 7	213.3	9.6	0.9	0.07
<i>IV</i>	17	33	10	12	43	15722.47	236.6	31.3	3.9
		± 14	± 5	± 6	± 18	1886	17.1	1.5	0.12

MPAR: media cociente del perímetro área^{-1} , NumP: número de parches, ED: densidad de bordes, y exp (H'): índice de diversidad de usos de la tierra.

Se identificaron cuatro tipos de paisaje a posteriori a través de análisis de conglomerados, sobre la base de la composición y similitud de los elementos del paisaje que rodean a los campos estudiados (Tabla 2.1). El análisis jerárquico de agrupamiento se realizó utilizando el vecino más lejano (ligamiento completo) y el algoritmo de Sørensen (PC-Ord 5; McCune y Mefford 1999). *Single-linkage* es uno de los varios métodos de agrupación jerárquica de aglomerados. En el inicio del proceso, cada elemento está en un clúster propio. Los grupos se combinan a continuación secuencialmente en grupos más grandes, hasta que todos los elementos terminan perteneciendo al mismo grupo. En cada paso, se combinan los dos grupos separados por la distancia más corta. La definición de "distancia más corta" es lo que diferencia entre los diferentes métodos de agrupamiento exagerativos. En *single-linkage*, el vínculo entre las dos agrupaciones se realiza por un solo par de elementos, a saber, los dos elementos (uno de cada grupo) que están más cerca entre sí. El más corto de estos enlaces que permanece en cualquier paso provoca la fusión de los dos grupos cuyos elementos son los involucrados. El método también se conoce como la agrupación del

vecino más cercano (*nearest neighbour clustering*). El resultado de la agrupación se puede visualizar como un dendrograma, que muestra la secuencia de la fusión de clúster y la distancia a la que cada fusión se llevó a cabo (Legendre y Legendre 1998). Por otro lado, el coeficiente de Sørensen (también conocido como el Czekanowski o coeficiente de Bray-Curtis) es un estadístico que se usa para comparar la similitud de dos muestras. Se aplicó originalmente a los datos de presencia-ausencia, pero funciona igual de bien con los datos cuantitativos siendo de mucha utilidad para los datos de comunidades ecológicas. La justificación de su uso principalmente empírica que teórica (aunque puede ser justificada teóricamente como la intersección de dos conjuntos difusos. En comparación con la distancia euclídeas que conserva la sensibilidad en los conjuntos de datos más heterogéneos y da menos peso a los valores atípicos.

Además, se calcularon otras variables para cuantificar la configuración del paisaje como un indicador de la complejidad del paisaje (Holzschuh *et al.* 2007), se midió la densidad y medidas de los parches a través del número de parches (NumP), el tamaño promedio de parche (MPS, ha), la mediana del tamaño de parche (MedPS, ha), coeficiente de variación de parches (PSCoV) y la desviación estándar del tamaño de parche (PSSD, ha.). Las medidas métricas de borde fueron: borde total (TE, m), densidad de borde (ED, m ha⁻¹), borde promedio de parche (MPE, m NumP⁻¹). Las métricas de forma fueron: índice promedio de forma (MSI), índice promedio de forma ponderada por el área (AWMSI), media cociente del perímetro área⁻¹ (MPAR, m ha⁻¹), la dimensión fractal media de parche (MPFD), y la dimensión fractal media de parche ponderada por área (AWMPFD) (Patch Analyst 5.0, Rempel *et al.* 2012).

2.2.5 Partición aditiva de la diversidad

La riqueza total de especies (no-rarefaccionada) observada para cada paisaje (γ paisaje) fue particionada de la siguiente manera:

$$\gamma_{\text{paisaje}} = \alpha_{\text{posición}} + \beta_{\text{dentro del sitio}} + \beta_{\text{entre sitios}} \quad \text{ecuación 1}$$

donde $\alpha_{\text{posición}}$ es la media del número de especies por posición, $\beta_{\text{dentro sitio}}$ es la diversidad β entre posiciones dentro del sitio y la $\beta_{\text{entre sitios}}$ es la diversidad β media entre sitios.

La diversidad β entre sitios se calculó comparando la diversidad α del sitio (suma de las especies de las seis posiciones dentro del sitio, sin duplicar las repetidas), con la diversidad α de otro sitio dado (calculado de igual manera). La diversidad β dentro del sitio ($\beta_{\text{dentro sitio}}$) se calculó entre cada posición particular comparándolas a la diversidad α del sitio [$1/n \sum_{ijk} (\alpha_{ik} - \alpha_{ijk})$].

$$\alpha_{\text{sito}} = 1/n \sum_{ijk} \alpha_{ijk} \quad \text{ecuación 2}$$

$$\beta_{\text{dentro sitio}} = 1/n \sum_{ijk} (\alpha_{ik} - \alpha_{ijk}) \quad \text{ecuación 3}$$

$$\beta_{\text{entre sitios}} = 1/N \sum_{ijk} (\gamma_{ik} - \alpha_{ik}) \quad \text{ecuación 4}$$

siendo i : es el identificador de la posición dentro del sitio, j : es el identificador del sitio en un paisaje dado, y k : es el identificador del paisaje, n : es el número total posiciones dentro del sitio, N : es el número total de sitios dentro de cada paisaje.

2.2.6 Análisis estadísticos

El esfuerzo de muestreo se evaluó mediante curvas de acumulación de especies y estimaciones de riqueza de especies (Abundance-based Coverage Estimator – ACE) utilizando el programa EstimateS, versión 9.0 (Colwell 2006). Los cambios en los patrones de la diversidad α de especies de artrópodos aéreos en las diferentes heterogeneidades del paisaje se comparan, estableciendo a los individuos como muestras y las curvas son calculadas utilizando el estimador Mao Tau (Colwell *et al.* 2004).

Se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos para analizar las contribuciones relativas de los factores explicativos a los distintos componentes de la diversidad para las diferentes escalas espaciales (Pinheiro y Bates 2000). Los modelos mixtos dan cuenta de los errores que no son independientes, debido a la naturaleza jerárquica anidada del diseño experimental. Estos modelos se utilizaron para probar los efectos de la heterogeneidad del paisaje. El año, la fecha de muestreo y el sitio de muestreo se incluyeron como variables aleatorias en los modelos de efectos mixtos para tener en cuenta el diseño de muestreo apareado. Una rutina de simplificación del modelo se aplicó mediante la eliminación de aquellos términos que presentan interacciones no significativas (test F , $P > 0,05$). Los principales efectos no significativos fueron posteriormente retirados sólo cuando no estaban involucrados en una interacción significativa (Crawley 2007).

La contribución de la heterogeneidad del paisaje en cada modelo se determinó mediante el uso de pruebas de F condicionales (Flohre *et al.* 2011), en las que el modelo nulo se contrastó frente a un modelo con la variable de heterogeneidad del paisaje. Además, se ajustaron modelos de efectos mixtos lineales para probar los efectos de la configuración del paisaje sobre la α y β diversidad en la riqueza de artrópodos aéreos. Las variables de configuración fueron incluidas como efectos fijos por separado, probando la diversidad α y β por separado para cada posición en el cultivo, para el sitio, y para el paisaje, respectivamente. Debido a que estas observaciones no son independientes entre sí, la posición dentro del lote se anidó dentro de sitio, el que a su vez se anidó dentro de la variable paisaje, incluyéndolos como factores aleatorios en los modelos junto al año y fecha de muestreo. Los supuestos de los modelos fueron evaluados para tener en cuenta la distribución normal y la heterocedasticidad de varianzas. Los modelos de efectos mixtos lineales se ajustaron utilizando la función 'lme' (método REML) en el paquete 'nlme'. Las pruebas post-hoc de Tukey-HSD se aplicaron a las medias separadas con el paquete 'multcomp'. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011).

2.3 Resultados

Un total de 122 morfo-especies de artrópodos aéreos se identificaron a partir de 19.197 especímenes capturados, los que se clasificaron en 14 órdenes taxonómicos (Tabla Suplementaria 1, Apéndice). La mayoría de los individuos pertenecieron a Thysanoptera (55% del total de especímenes capturados) y Acarina (12%), seguido por

Diptera (12%, 24 morfo-especies), Hymenoptera (6%, 18 morfo-especies), Hemiptera (4%, 13 morfo-especies), Coleoptera (3%, 23 morfo-especies) y Araneae (3%, 11 morfo-especies). Dolichopodidae fue la familia más representativa de Diptera (27%, 2 morfo-especies). Para Hymenoptera, las familias más representativas fueron Scelionidae (53%, 2 morfo-especies) y Ichneumonidae (24%, 4 morfo-especies). Anthocoridae (33%, 1 morfo-especie), Pentatomidae (34%, 6 morfo-especies), y Nabidae (21%, 1 morfo-especie) fueron las familias más abundantes de Hemiptera. Cada sitio contuvo alrededor del 10-31% de la riqueza total de artrópodos (γ_{total}). Los valores mayores de riqueza acumulada se observaron en las posiciones más cercanas al alambrado (112 spp., dependiendo de la heterogeneidad del paisaje), disminuyendo hacia el interior del cultivo (100 spp.). La riqueza total estimada de especies para cada heterogeneidad del paisaje fue: 84% para el paisaje más heterogéneo (IV), 88% para III, 90% para II, y 90% para el paisaje menos heterogéneo (I), esto respectivo al total de especies. Estos datos indican que nuestro esfuerzo de muestreo fue adecuado para la inclusión de la mayor parte de la fauna de artrópodos que se encuentra en los mosaicos de uso agrícola. La media de la riqueza de especies fue de $9,7 \pm 0,31$ spp. (\pm SD) para los alambrados y $6,2 \pm 0,21$ spp. (\pm SD) en la posición más alejada hacia el centro del cultivo (64 metros), independientemente de la heterogeneidad del paisaje.

2.3.1 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad α , β y γ de artrópodos aéreos

En general, la diversidad α representó valores proporcionales bajos en su contribución a la riqueza total de especies (con una media a escala de sitio de $5,7 \pm 0,09$ % para α_{sitio} , y de $19,3 \pm 0,16$ % del total a escala de paisaje γ_{paisaje}). Las mayores proporciones de α_{sitio} y de γ_{paisaje} estuvieron representadas por el recambio de especies entre posiciones ($\beta_{\text{dentro sitio}}$, $13,5 \pm 0,14$ %) y entre sitios ($\beta_{\text{entre sitios}}$, $66,1 \pm 0,44$ %), respectivamente (Tabla 2.2). Diversos componentes de la diversidad fueron afectados positivamente por la heterogeneidad del paisaje. A escala de sitio, se encontraron los mayores valores de diversidad $\alpha_{\text{posición}}$ y de diversidad $\beta_{\text{dentro sitio}}$ en los paisajes más complejos (paisaje IV), disminuyendo a medida que disminuye su heterogeneidad (paisaje I). En la escala de paisaje, los valores de diversidad α_{sitio} , diversidad $\beta_{\text{entre sitio}}$ y la diversidad γ_{paisaje} disminuyeron a medida que el paisaje fue menos heterogéneo (Figura 2.4).

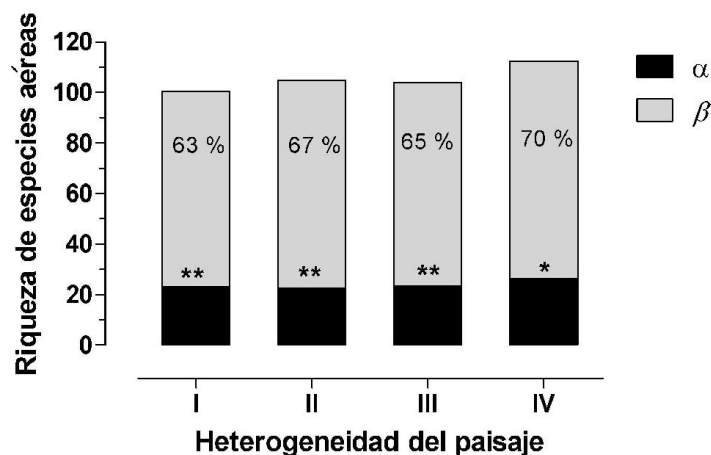


Figura 2.4 Efectos del incremento en la heterogeneidad del paisaje agrícola (la heterogeneidad del paisaje se incrementa desde I a IV) sobre la diversidad de especies de artrópodos aéreos, separando los componentes de la diversidad: α sitio por sitio, diversidad β entre sitios entre sitios. * indica diferencias significativas $P < 0,05$.

Tabla 2.2 Efecto de la heterogeneidad del paisaje (I, II, III y IV) sobre la diversidad α y β de artrópodos aéreos, en diferentes escalas espaciales (valores absolutos, riqueza de especies promedio). Nivel de significancia ($P < 0,05$): ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$.

Fuente	g.l.	F	p	Riqueza de especies observadas			
				I	II	III	IV
α posición	127	53,78	***	6,70 _{ab}	6,65 _b	7,08 _a	7,77 _a
α sitio	127	3,94	**	22,98 _b	22,36 _b	23,42 _b	26,24 _a
β dentro sitio	127	2,52	*	16,29 _{ab}	15,71 _b	16,34 _a	18,47 _a
β entre sitios	125	16,95	***	77,39 _c	82,44 _b	80,43 _c	86,10 _a
γ paisaje				100	105	104	112

Nota: se informan los valores de F , p y los grados de libertad del denominador (g.l.) de los tests condicionales de F ajustados con los modelos lineales de efectos mixtos. Las diferencias significativas entre las riquezas de especies observadas están marcadas con diferentes letras. Vea sección 2.4.5 para la descripción de los componentes de la diversidad.

Los modelos condicionales basados en la prueba de F revelaron que la heterogeneidad del paisaje se ajusta mejor en comparación a un modelo nulo para explicar los patrones de la diversidad a diferentes escalas (Tabla 2.2). Las comparaciones entre la diversidad α y β para cada una de las heterogeneidades del paisaje reveló que sus efectos ocurren con diferente magnitud sobre cada componente en relación a la escala de estudio. Los paisajes más heterogéneos mantuvieron las mayores α y β diversidad en todas las escalas observadas (Tabla 2.2; Figura 2.4), pero su efecto fue mayor sobre la diversidad α posición ($F_{5,127} = 53,76$, $P < 0,0001$) y la

diversidad $\beta_{\text{entre sitios}}$ entre sitios ($F_{3,125} = 16,95$, $P < 0,0001$). A la escala de paisaje, la diversidad γ_{paisaje} fue significativamente mayor en los paisajes más heterogéneos (Figura 2.4; Tabla 2.2), aunque la composición en los sitios de soja muestreados comparten un conjunto de especies bastante uniforme en la región, el paisaje más heterogéneo (IV) sostiene un 10% más de especies y la diversidad del sitio (α_{sito}) está altamente representada en las posiciones más cercanas al alambrado (41,93 %; Figura 2.4 y 2.5).

2.3.2 Efectos de la heterogeneidad en distintas escalas sobre las diversidades α y β

Los modelos lineales mixtos ajustados sobre la diversidad α y β , revelaron que existe influencia en los diferentes niveles espaciales a escala local de lote (dentro del sitio), donde la posición tiene un efecto importante sobre la diversidad $\alpha_{\text{posición}}$, la que fue mayor en las posiciones cercanas al alambrado en todos los niveles de heterogeneidad del paisaje (Tabla 2.2; Figura 2.5). Sin embargo, se observó que dichos valores son más altos en los paisajes con mayor heterogeneidad (Figura 2.5 III y IV), disminuyendo a medida que la heterogeneidad del contexto fue menor. Por otra parte, los valores de diversidad $\alpha_{\text{posición}}$ en las posiciones más internas del cultivo (16, 32 y 64 metros) fueron más altos en los paisajes más heterogéneos (Tabla 2.2; Figura 2.5). Por el contrario, en el paisaje menos heterogéneo (Figura 2.5 I), la diversidad $\alpha_{\text{posición}}$ tuvo los valores menores en las posiciones cercanas al centro del cultivo.

Tabla 2.3 Modelos estadísticos ajustados para comprobar los efectos de la heterogeneidad del paisaje, y la posición en el lote (0, 4, 8, 16, 32 y 64 metros), sobre los componentes de la diversidad α y β de artrópodos aéreos. Nivel de significancia ($P < 0,05$): ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$.

Fuente	$\alpha_{\text{posición}}$			α_{sito}			$\beta_{\text{dentro sitio}}$			$\beta_{\text{entre sitios}}$		
	gl	F	p	gl	F	p	gl	F	p	gl	F	p
Heterogeneidad	127	3,36	**	66	3,01	**	66	2,45	*	59	16,95	***
Posición	630	44,59	***	ns			692	55,87	***			

Nota: los efectos *aleatorios* de los modelos lineales de efectos mixtos fueron año/fecha/sitio, a excepción de α_{sito} donde se utilizó año/sitio.

Por otra parte, el recambio de especies entre las posiciones dentro del sitio ($\beta_{\text{dentro sitio}}$) fue afectado con fuerza por su posición en el campo, mientras que la influencia de la heterogeneidad del paisaje fue marginalmente significativa ($F_{5,127} = 2,45$, $P = 0,0654$; Tabla 2.3). A su vez, la diversidad $\beta_{\text{dentro sitio}}$ tuvo los menores valores en la posición más cercana al alambrado (0 metros), indicando que dicha posición está altamente influenciada por la composición de artrópodos aéreos del borde herbáceo aledaño, sobre ella se encuentran representadas la mayor proporción de las especies presentes en el sitio (Figura 2.6). El recambio de especies aumenta hacia el interior del cultivo, siendo más notorio en posiciones más internas (16, 32 y 64 metros), debido principalmente a la baja contribución de la diversidad $\alpha_{\text{posición}}$ en esas posiciones (Figura 2.5 y 2.6). En los paisajes con mayor heterogeneidad (paisajes III y IV; Figura 2.6), dichas posiciones internas muestran valores de recambio de especies mayores que en los paisajes más homogéneos (paisajes I y II) (Figura 2.6). Los alambrados, además

de ser más ricos en especies de artrópodos aéreos, mantienen una composición de especies más estable entre sitios.

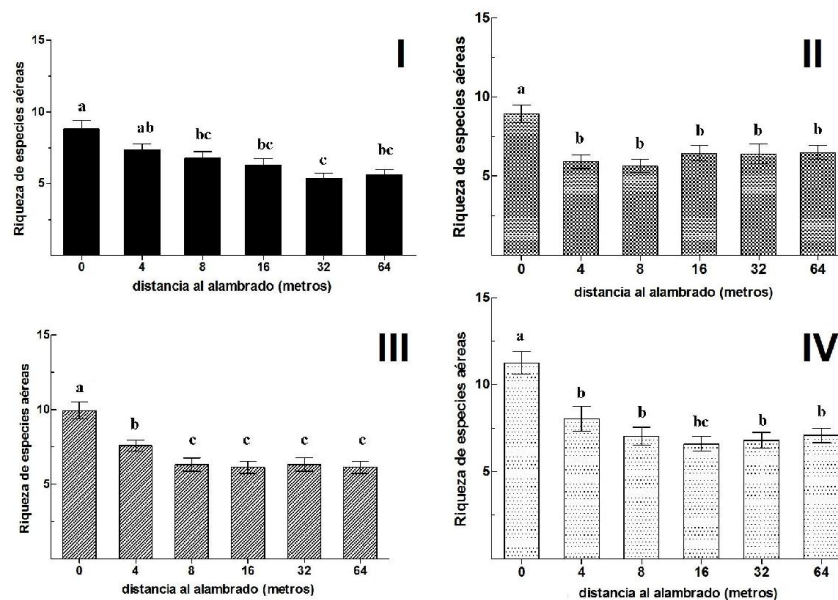


Figura 2.5 Diversidad α posición de artrópodos aéreos en posiciones con distancias crecientes al alambrado (metros) en diferentes paisajes con heterogeneidad creciente (I < II < III < IV). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

La riqueza a escala de sitio (α sitio) fue mayor en los paisajes más heterogéneos (Tabla 2.2), siguiendo los patrones vistos para la diversidad α posición en cada posición dentro del cultivo (Figura 2.5). Sin embargo, la heterogeneidad del paisaje fue el principal factor que explica la diversidad, sin efectos de la posición en el cultivo. Por otro lado, la diversidad β entre sitios entre sitios sigue el mismo patrón, decreciendo al disminuir la heterogeneidad del paisaje (Figura 2.6). La composición de especies tuvo un recambio mayor en los paisajes más heterogéneos.

2.3.3 Efectos del arreglo espacial del paisaje sobre la diversidad α y β

Al ajustar los modelos lineales de efectos mixtos con las variables de configuración para cada nivel de heterogeneidad de paisaje, la longitud promedio de borde por parche (MPE) estuvo positivamente relacionada con la diversidad α posición para cada posición en el cultivo (marginamente significativa, $F_{1,631} = 3,38$, $P = 0,0684$), la diversidad α sitio del sitio ($F_{1,631} = 5,79$, $P = 0,0191$), y a la diversidad β dentro sitio entre las posiciones dentro del sitio ($F_{1,631} = 6,92$, $P = 0,0097$; Tabla 2.4). Siendo la posición en el cultivo la mayor determinante de la diversidad sobre α posición y β dentro sitio (Figura 2.7; $F_{5,127} = 57,79$, $P < 0,0001$; $F_{5,127} = 56,05$, $P < 0,0001$, respectivamente). Cabe destacar que a nivel de sitio (α sitio) solo la MPE afectó de manera positiva a ese componente de la diversidad, la posición en el cultivo no tuvo efectos significativos.

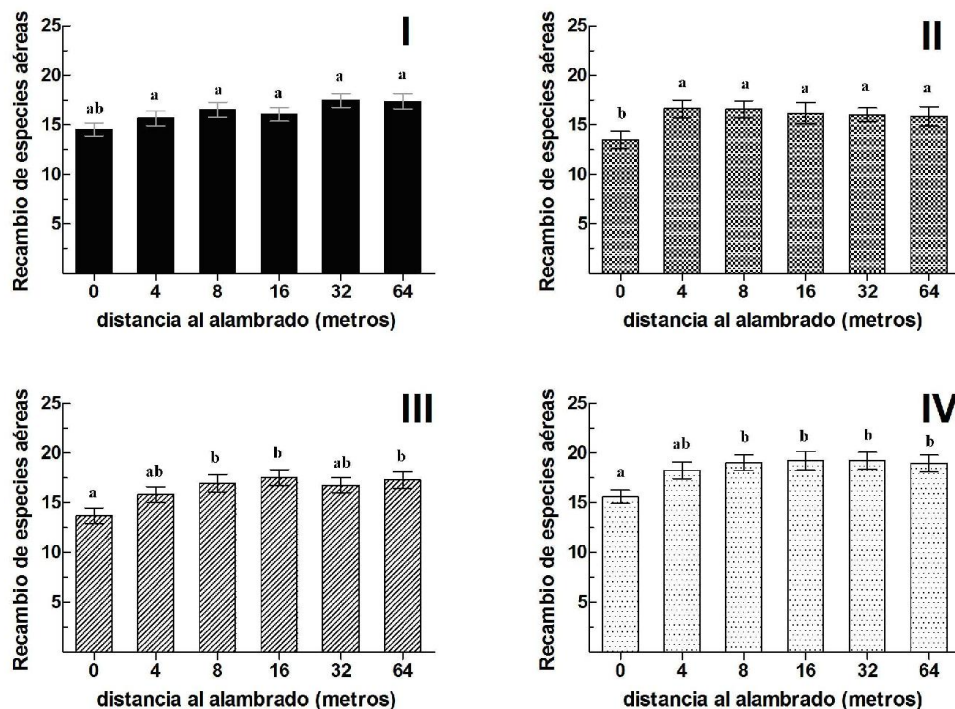


Figura 2.6 Diversidad β dentro sitio de artrópodos aéreos en posiciones con distancias crecientes al alambrado (metros) en diferentes paisajes con heterogeneidad creciente (I < II < III < IV). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

Tabla 2.4 Modelos lineales de efectos mixtos ajustados para los componentes de la diversidad y su relación con variables de configuración del paisaje. El factor aleatorio se definió en relación con año/fecha/paisaje/sitio.

Fuente	α posición			α sitio			β dentro sitio			β entre sitios		
	gl	F	p	gl	F	p	gl	F	p	gl	F	p
Posición	631	57,79	***	-	ns		631	56,05	***	-	ns	
MPE	116	3,38	*	62	5,79	**	116	6,92	**	-	ns	

Nota: estos modelos se ajustaron para cada heterogeneidad del paisaje. Nivel de significancia ($P < 0,05$): ns no significativo, * < 0,1 , ** < 0,05 , *** < 0,0001.

La longitud media de borde por parche (MPE, Patch Analyst 1999) se correlacionó positivamente con la diversidad de artrópodos a nivel de sitio (α sitio). Incrementándose además el recambio de especies entre sitios (β entre sitios) al aumentar la longitud media de borde (datos no declarados). En los paisajes con baja heterogeneidad, a medida que la longitud de borde aumenta para cada parche (MPE), también aumenta el área no-cultivada en las inmediaciones del sitio en cuestión. Este incremento favorece la disponibilidad de recursos en distancias cercanas, promueve la agregación e incrementa las poblaciones de artrópodos aéreos (paisajes I y II; Figura 2.7).

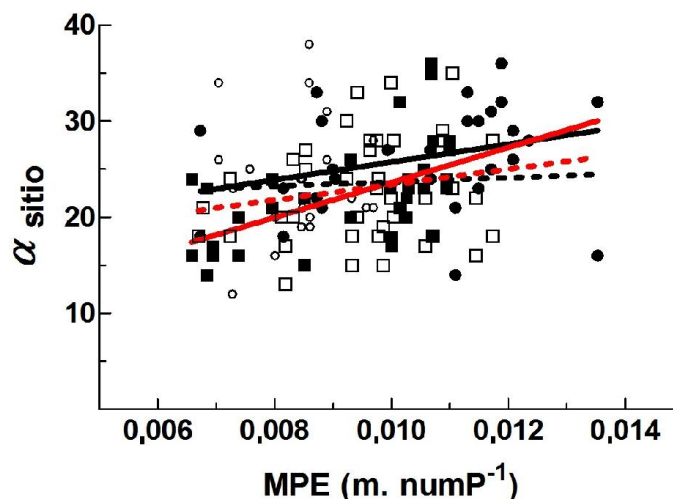


Figura 2.7 Diversidad local de artrópodos a escala de sitio (α_{sitio}) en función de la longitud media de borde (MPE) para cada nivel heterogeneidad del paisaje. Las líneas rojas representan los paisajes menos heterogéneos (paisaje I línea discontinua y cuadrados vacíos, $r = 0,20$, $P = 0,0018$; paisaje II línea continua, cuadrados llenos, $r = 0,53$, $P < 0,0001$), mientras que las líneas negras representa los paisajes con mayor heterogeneidad (paisaje III línea discontinua y círculos vacíos $r = 0,04$, $P = 0,5552$; paisaje IV continua y círculos llenos, $r = 0,32$, $P < 0,0001$).

2.4 Discusión

En este capítulo se ha expuesto que la posición en el cultivo y la heterogeneidad del paisaje son los principales factores que determinan la diversidad de artrópodos aéreos en mosaicos agrícolas de la Pampa Ondulada. Los componentes de la diversidad a escala local (diversidad α) y de paisaje (diversidad γ) se incrementan al aumentar la heterogeneidad del paisaje, mientras que los mayores valores del recambio de especies (diversidad β) explican una mayor proporción de la diversidad total del paisaje. Debe puntualizarse que la heterogeneidad en el sistema de estudio está principalmente explicada por la irregularidad del arreglo espacial de usos de la tierra, ya que el eje de composición de usos se mantiene en un rango muy acotado, estando representado por la variedad de cultivos. Además, el patrón espacial explícito incluido a diferentes escalas permite depurar los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre los componentes de la diversidad y su interacción con otros efectos (*i.e.* efectos de *spillover*).

Los patrones de distribución de la diversidad a nivel de sitio (α_{sitio}) fueron fuertemente impulsados por el contraste entre las diferentes posiciones, siendo el más amplio entre la posición más próxima al alambrado (0 metros) y las más distantes. Esto, refleja además el recambio de especies ($\beta_{\text{dentro sitio}}$) de artrópodos distribuidos en las redes de alambrados (Figura 2.5 y 2.6). Por otro lado, la heterogeneidad del paisaje afectó la riqueza de especies de artrópodos aéreos en los niveles de posición ($\alpha_{\text{posición}}$) y de sitio (α_{sitio}). Sin embargo, el impacto de la heterogeneidad del paisaje fue mayor sobre el recambio de especies entre sitios ($\beta_{\text{entre sitios}}$).

2.4.1 La diversidad β explica la mayor variación de la diversidad total a escala de sitio (α sitio) y a escala de paisaje (γ paisaje)

El recambio de especies (diversidad β) fue el mayor contribuyente a la variabilidad de la diversidad α de artrópodos aéreos a diferentes escalas (α posición, α sitio) y a la diversidad total (γ paisaje). El recambio de especies entre sitios (β entre sitios) se incrementa a medida que la heterogeneidad del paisaje aumenta, por lo cual, la diversidad de usos de la tierra en el paisaje contribuye con diferentes especies o grupos de artrópodos. El paisaje con mayor heterogeneidad muestra el valor de mayor recambio de especies entre sitios (β entre sitios), disminuyendo hasta alcanzar los valores menores en el paisaje menos heterogéneo (Figura 2.4). Este resultado indica que los componentes de la diversidad en los cultivos agrícolas puede ser principalmente determinados tanto por la heterogeneidad ambiental entre los sitios, como por el uso de la tierra en el contexto (Wagner *et al.* 2000; Tscharrntke *et al.* 2005 a; Poggio *et al.* 2013). Además, la medida en que la diversidad β varía entre las posiciones dentro del lote depende de la estructura del paisaje. En general, la disminución de la diversidad β dentro sitio en posiciones próximas al alambrado indica que la composición de la comunidad del sitio estuvo altamente representada en la posición (0 metros) más cercana al alambrado. Por el contrario, la mayor diversidad β en las posiciones más distantes indica que las comunidades de artrópodos allí son sub-conjuntos de las comunidades presentes en las posiciones aledañas al alambrado. La riqueza de artrópodos se redujo significativamente bajo condiciones de manejo intensivo. Estos efectos perjudiciales en las posiciones más internas del cultivo, debido a las actividades de manejo agrícola, fueron consistentes a través de todas las escalas. En los paisajes más heterogéneos estos efectos fueron mitigados en cierta proporción (Figura 2.5 y 2.6), aunque dichas afirmaciones carecen de sustento estadístico. Por lo tanto, las mayores disminuciones en las comunidades de artrópodos aéreos ocurren con bajo nivel de heterogeneidad del paisaje y alta intensificación en el manejo local (posiciones más centrales del cultivo). Otros trabajos de la literatura apoyan estos resultados, mostrando que la reducción en la aplicación de plaguicidas y/o fertilizantes, afecta de manera positiva a la riqueza de especies de artrópodos (Bengtsson *et al.* 2005; Purtauf *et al.* 2005; Flohre *et al.* 2011) y de especies vegetales (Stoate *et al.* 2001; Gabriel *et al.* 2006).

La intensificación de la agricultura, a través de la homogeneización del paisaje y el incremento en la frecuencia e intensidad de prácticas agrícolas, tiene un impacto relativo mayor sobre la diversidad β . Los resultados presentados aquí muestran que la proporción de la diversidad total explicada por el componente de la diversidad α es relativamente menor, tanto entre posiciones (α posición = 29,64%) como a nivel de sitio (α sitio = 19,15%). En la Pampa Ondulada, las consecuencias de la intensificación agrícola crearon paisajes más homogéneos, de grano grueso, y espacialmente extensos comparados a los Europeos, dando como resultados, lotes agrícolas más grandes (Poggio *et al.* 2010; Medan *et al.* 2011). Incluso en este paisaje altamente intensificado, y donde la diversidad de cultivos es la principal fuente de heterogeneidad, la disponibilidad de hábitats no-cultivados, cumplen un importante rol en el mantenimiento de la diversidad de artrópodos. Estos tipos de hábitats incluyen elementos lineales del paisaje, tales como los alambrados, donde la actividad agrícola se reduce a una franja muy delgada (Marshall y Moonen 2002; Marshall 2004; Poggio *et al.* 2013). En la mayoría de los estudios, la heterogeneidad espacial de los paisajes agrícolas se define por la proporción de hábitats semi-naturales y naturales (Jonsen y Fahrig 1997; Thies *et al.* 2003; Holzschuh *et al.* 2010), sin tener en cuenta la diversidad de la cobertura con cultivos (Fahrig *et al.* 2011) y las características de la historia de uso

(de la Fuente 2010; Vasseur *et al.* 2013). Por lo tanto, la heterogeneidad de hábitats puede ser determinada por las estrategias de uso de la tierra, incluyendo la variación espacio-temporal de la ocupación de los campos con los diferentes tipos de cultivos, las secuencias específicas de los cultivos y la alternancia entre cultivo y pasturas (Burel *et al.* 1998; Herzog *et al.* 2006; Poggio *et al.* 2013). En este sentido, en nuestra región los alambrados juegan un papel importante en el sostenimiento de la diversidad biológica (Poggio *et al.* 2010), lo que se relaciona principalmente con el uso diferencial de distintos hábitats como proveedores de refugio y/o alimentos (Altieri 1999; Thomas y Marshall 1999; Landis *et al.* 2000; Bianchi y Wäckers 2008).

2.4.2 Efecto de la posición en el cultivo como determinante de la diversidad de artrópodos aéreos

La posición en el cultivo fue el determinante más importante de la diversidad de artrópodos aéreos a escala local. Esto se debió al alto contraste en las condiciones ambientales que prevalecen entre las posiciones más próximas al alambrado y las más alejadas (por ejemplo, el centro de campo). A escala de paisaje, los resultados indican que el recambio de especies entre posiciones (β dentro sitio) contribuye a retener la diversidad de artrópodos debido a la variabilidad de condiciones ambientales entre posiciones. La diversidad α posición de artrópodos aéreos disminuye a medida que crece la distancia al alambrado. Debido a que la franja de tierra debajo y cerca de los alambrados prácticamente no es disturbada por las actividades agrícolas en comparación con el área cultivada regularmente, las condiciones ambientales son más estables que en el interior de los lotes agrícolas. Es por ello que las franjas de los alambrados sostienen comunidades vegetales más complejas que las de los cultivos, lo que ofrece una combinación de recursos más amplia para diferentes grupos de artrópodos (Landis *et al.* 2000). Por el contrario, la mayor frecuencia e intensidad de las prácticas agrícolas dentro del lote crea hábitats pobres en flora y fauna (Tschardt *et al.* 2005 a), donde las condiciones ambientales han sido creadas para asegurar el crecimiento del cultivo y la producción de altos rendimientos (Poggio *et al.* 2013).

A su vez, las diferencias en los componentes de la diversidad permite establecer tres zonas contrastantes dentro del cultivo: (i) la posición más cercana al alambrado (0 metros), (ii) las posiciones intermedias en la cabecera del lote agrícola (4 - 8 metros), y (iii) las posiciones más internas (16, 32 y 64 metros). La causa de esta heterogeneidad interna del sitio sería el laboreo agrícola, ya que las condiciones ambientales entre los bordes del cultivo difieren notablemente de las condiciones de los márgenes no cultivados cercanos (Marshall y Moonen 2002). Cabe aclarar que los agricultores de la región pampeana suelen realizar un manejo más intenso de los bordes de los cultivos, sembrando el doble de la densidad de siembra recomendada y repitiendo las aplicaciones de herbicidas, creando así las condiciones ambientales más restrictivas para el establecimiento y crecimiento de las malezas (Poggio *et al.* 2013).

La variabilidad en el régimen de disturbio asociado con las diferentes posiciones dentro del sitio emerge como el factor más importante en la determinación de los componentes de la diversidad de especies de artrópodos aéreos en los mosaicos agrícolas de la Pampa Ondulada. Este hallazgo destaca aún más el papel importante que juegan los alambrados en el mantenimiento de la riqueza total de los artrópodos en los paisajes en estudio. La diversidad α en las posiciones internas del lote explica una proporción muy baja de la diversidad del sitio, por lo cual las especies que se agregan son mayoritariamente provenientes desde las posiciones próximas al alambrado. Los

efectos de *spillover* establecidos con los hábitats no-cultivados más cercanos pueden ser responsables del aumento de la diversidad β en las posiciones más próximas al borde del lote (Figura 2.6). Dicho efecto ocurre como una migración activa en respuesta al declive de la calidad del hábitat, teniendo como consecuencia la concentración de individuos en hábitats no-cultivados adyacentes que no ocurrirían por dispersión pasiva. Por ejemplo, los disturbios como la cosecha pueden forzar a los insectos sobrevivientes a movilizarse hacia hábitats adyacentes menos afectados (Rand *et al.* 2006). Las consecuencias de este movimiento es una posible explicación para el aumento de la diversidad α de los bordes de los cultivos (Shmida y Wilson 1985; Wagner *et al.* 2000; Tschamntke *et al.* 2005 b). Estos datos sugieren que la disminución de la heterogeneidad del paisaje necesariamente aumenta la similitud entre las comunidades locales, debido presuntamente a la homogenización y estandarización de las prácticas agrícolas.

2.4.4 Efectos de las variables del arreglo del paisaje sobre los componentes de la diversidad

Analizando dentro de cada paisaje en particular las variables de configuración que explican parte importante de las variaciones en los componentes de la diversidad, encontramos que el valor promedio de perímetro para cada parche (MPE) afectó positivamente el recambio de especies entre posiciones (β dentro sitio), la diversidad α sitio del sitio y marginalmente la diversidad α posición en las posiciones dentro del sitio. Estos resultados estarían ligados a la presencia de alambrados en distancias medias cercanas equitativamente distribuidas, los cuales tendrían un rol ecológico y funcional aportando especies que son capaces de dispersarse (efecto de *spillover*) a las posiciones más internas del cultivo, aumentando la diversidad (α posición) dentro del sitio y el recambio de especies entre posiciones (β dentro sitio). La diversidad de especies está directamente relacionada con la cantidad y la proximidad de los hábitats no-cultivados, así como con la capacidad de dispersión de las especies (Elliot *et al.* 1998; Landis y Marino 1999). La vegetación espontánea que crece a lo largo de los alambrados aportarían recursos alimentarios, tales como presas alternativas, polen, y fuentes de néctar para los artrópodos, así como refugios y sitios de hibernación (Landis *et al.* 2000). La Figura 2.7 muestra que la mayor longitud de borde por parche (MPE) incrementa la diversidad α de artrópodos, siendo este efecto más importante en los paisajes menos heterogéneos. En los paisajes más simplificados, la distancia al alambrado tiene importantes consecuencias sobre la diversidad local de artrópodos (Elliot *et al.* 1998), ya que funcionan como fuentes principales de individuos. El efecto asociado al MPE está particularmente marcado para el paisaje II (Figura 2.7), posiblemente ligado a la mayor área ocupada por pasturas (Tabla 2.1). Este hecho no sólo involucra incrementos de la irregularidad en el arreglo espacial, sino que también la diversidad de las comunidades de borde se verían enriquecidas (Pfiffner y Luka 2000; Di Giulio *et al.* 2001; Bengtsson *et al.* 2005). El mantenimiento de poblaciones viables de artrópodos en los paisajes agrícolas es fundamental para el mantenimiento de la prestación de servicios de los ecosistemas, como la regulación de plagas y la polinización (Öckinger y Smith 2007; Flynn *et al.* 2009).

2.5 Conclusiones

En síntesis, en este capítulo se mostró que la diversidad β representa la mayor parte de la diversidad total, un efecto consistente en todo el rango de heterogeneidad

explorado. La intensificación de las prácticas agrícolas inherentes al cultivo y la homogenización del paisaje disminuyen la diversidad de especies de artrópodos aéreos en todas las escalas exploradas (posición, sitio, paisaje). La disminución de la heterogeneidad del paisaje, además de reducir la diversidad local de especies dentro de los sitios, redujo el recambio de especies entre posiciones dentro del sitio y entre sitios. Además, se observó que las posiciones más cercanas a los alambrados (hábitats no-cultivados) tienen riquezas mayores en comparación a las posiciones más internas del cultivo (16, 32 y 64 metros), posiblemente debido a un alto impacto de la inmigración (*spillover*) procedente desde hábitats no-cultivados vecinos y desde otros tipos de usos en los alrededores (contexto).

Por lo tanto, a los efectos de la intensificación agrícola debido al régimen de disturbio asociado dentro del sitio, se agregan los efectos de intensificación a escala de paisaje, donde la disminución de la diversidad de cultivos, la eliminación de hábitats no-cultivados (pasturas, alambrados, etc.) para expandir el área cultivable, y la alta estandarización de prácticas agrícolas y el uso de cultivos con bases genéticas acotadas, afectan de manera negativa a los componentes aditivos de la diversidad. Dichos procesos que actúan a diferentes escalas espaciales crean la necesidad de implementar planes de manejo más amplios a nivel de sitio (local). Una perspectiva que contemple las escalas de vecindario y de paisaje es necesaria para mantener la diversidad biológica y la consecuente provisión de servicios de los agro-ecosistemas, así como los procesos ecosistémicos que sustentan el bienestar humano.

Capítulo

3

**Efectos de la heterogeneidad del paisaje
sobre el patrón de distribución espacial
de artrópodos aéreos en cultivos:
cambios en la magnitud de los efectos de
*spillover***

3.1 Introducción

La intensificación agrícola es el mayor causante de la pérdida de biodiversidad en áreas agrícolas (Flohre *et al.* 2011; Andersson *et al.* 2013), sin embargo sus efectos suceden en diferentes escalas espaciales. Los efectos en la escala de paisaje, *e.g.* lotes que se fusionan y se amplían derivando en paisajes con baja heterogeneidad (Tscharnkte *et al.* 2005 b), se adicionan a los efectos de las prácticas agrícolas en la escala local. Por otro lado, la heterogeneidad de hábitat, considerada como la heterogeneidad en la composición y el arreglo espacial de los diferentes elementos del paisaje y los tipos de cobertura (Fahrig *et al.* 2011), incrementa la biodiversidad, proporcionando recursos y refugio para una amplia variedad de especies (Landis *et al.* 2000; Bianchi y Wäckers 2008). Se reconoce que la intensidad en el uso de la tierra y la heterogeneidad del paisaje interactúan de manera compleja, y en diferentes escalas espaciales para determinar la riqueza local de especies (Weyland *et al.* 2012). Por ejemplo, la intensificación agrícola tiene efectos negativos sobre la riqueza de especies vegetales, pero solo en paisajes simplificados (Roschewitz *et al.* 2005).

La intensificación agrícola está relacionada principalmente con: altos niveles de disturbio, altas cargas en la aplicación de agro-químicos, y la apropiación de la producción primaria neta por el hombre (de la Fuente 2010). Estas características del uso productivo de la tierra ejercen un impacto negativo sobre la diversidad de especies (Matson *et al.* 1997; Flynn *et al.* 2009). Siendo reconocidos como hábitats con mejores condiciones ambientales aquellos usos alternativos de la tierra o de manejo, como la ganadería extensiva o la agricultura orgánica, debido al manejo menos intensivo (*i.e.* disminución carga toxica, diversidad en la rotación de cultivos; Bengtsson *et al.* 2005; Kragten y Snoo 2008). Attwood *et al.* (2008) demostró que los ensambles de artrópodos tienen mayor riqueza de especies en sistemas con menor uso intensivo de la tierra para diferentes usos de la tierra y de gestión (*e.g.*, pastizales nativos, pasturas implantadas, cultivos convencionales y cultivos orgánicos). Por estas razones, en paisajes más heterogéneos, la mayor existencia de hábitats no-cultivados y de usos de la tierra con menor intensidad de manejo, proporcionan a través de la colonización, la capacidad de recuperación de los ensambles de artrópodos dentro de los cultivos (Tscharnkte *et al.* 2005 b).

Las prácticas agrícolas, imponen restricciones al establecimiento y supervivencia de las especies dentro del lote, generando un contraste con el ambiente que predomina hacia los márgenes del área cultivada (Marshall y Moonen 2002; Poggio *et al.* 2013). Por el contrario, los hábitats no-cultivados, además de ser menos afectados por las prácticas en los campos cultivados (Marshall y Moonen 2002), se caracterizan por tener una estructura y composición de la vegetación más estable (Landis *et al.* 2000). Estudios previos sugieren que la disponibilidad de alambrados, tanto a nivel local como en la escala de paisaje, incrementan la diversidad de las comunidades de malezas (Gabriel *et al.* 2006; Poggio *et al.* 2010, 2013) y de artrópodos (Landis *et al.* 2000). Por lo tanto, la heterogeneidad de hábitats no-cultivados en el paisaje, así como su proximidad, modifica el patrón espacial de artrópodos en los cultivos, junto con cambios en la composición de especies (Finch 2005; Tshiamiso *et al.* 2012). En paisajes simplificados, la mayor similitud en la composición de especies sería consecuencia de la menor riqueza del conjunto de especies (Flohre *et al.* 2011), lo que resulta del efecto homogeneizador de la intensificación agrícola sobre las comunidades de artrópodos, incluso con incrementos en la dominancia (Fournier y Loreau 1999; Batáry *et al.* 2007).

La influencia del paisaje operaría a través de efectos de borde (*edge effects*), los cuales tienen lugar entre elementos del paisaje con diferencias estructurales contrastantes. En posiciones marginales, las variaciones de los parámetros bióticos y abióticos se producen debido a interacciones entre los hábitats, tales como el microclima, la abundancia de las especies y la composición de las comunidades (Baker *et al.* 2007). Actualmente, en los ecosistemas agrícolas, los hábitats no-cultivados son valorados positivamente por su contribución al funcionamiento del ecosistema (Burel *et al.* 1998; Landis *et al.* 2000). Las especies representativas de un hábitat particular pueden responder idiosincráticamente a los efectos de borde, algunas especies pueden ser especialistas y nunca cruzar la interfaz o incluso evitar el borde, mientras que otras pueden ser indiferentes o beneficiarse del hábitat adyacente y dispersarse (*spillover*, Ries *et al.* 2004; Roume *et al.* 2011). Numerosos grupos tróficos de artrópodos son importantes impulsores del funcionamiento del agro-ecosistema, *e.g.* teniendo fuerte influencia en el control de plagas (Petchey y Gaston 2002; Tschamtkke *et al.* 2005 b).

La Pampa Ondulada ha sido transformada ampliamente por la agricultura y la ganadería desde finales del siglo XIX (Viglizzo *et al.* 2011). En los últimos 30 años, la intensificación agrícola ha creado paisajes donde el arreglo espacial de los cultivos es la fuente principal de heterogeneidad. Esto se debe a que el área cultivada representa alrededor del 80% de la superficie total (MAGyP 2010). En este agro-ecosistema se encuentran dispersos parches remanentes de pastizales, arboledas, arroyos y lagunas, y una extensa red de alambrados. En la Pampa Ondulada la heterogeneidad del paisaje se encuentra fuertemente relacionada con el nivel de intensificación agrícola, debido a dos particularidades. Primero, la heterogeneidad en la composición en el uso de la tierra se encuentra altamente reducida (trigo/soja, maíz, soja y pasturas), repitiéndose este mosaico a lo largo de toda la región (de la Fuente *et al.* 2010; Poggio *et al.* 2010, 2013). Segundo, los sistemas de producción se estandarizaron, principalmente por la rápida y extensa adopción de la siembra directa y de los cultivares modificados genéticamente (Ghersa y León 1999). Estas condiciones de consistencia composicional y de estandarización del manejo agrícola determinaron que la intensificación agrícola en el paisaje se relacionen con el área ocupada por usos de la tierra con manejos alternativos (*i.e.* pasturas, alambrados y bordes de caminos, Poggio *et al.* 2013).

La comprensión de cómo los estímulos del paisaje (efectos de borde, *e.g.* *spillover*) modulan los patrones de distribución espacial de artrópodos aéreos permitirá evaluar la influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre las comunidades locales. Por lo tanto, la caracterización de los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la magnitud del efecto de borde en campos agrícolas es de vital importancia para el mantenimiento de los servicios de los ecosistemas. En este capítulo se estudian las interacciones sinérgicas entre la heterogeneidad del paisaje y los efectos de borde sobre la diversidad de especies, dominancia y la similitud de las comunidades de artrópodos aéreos en cultivos de soja. Aquí se evalúa la hipótesis de que la magnitud de los efectos de borde varían en función de la heterogeneidad en el uso de la tierra (Figura 1.1 *ii*). Además, se espera que esta relación altere los patrones de diversidad desde el borde hacia el interior de los lotes cultivados, de tal manera que las variaciones de los parámetros respondan a los cambios en la heterogeneidad del paisaje (Figura 3.1). Junto a este efecto, la disminución en la heterogeneidad del paisaje incrementa la dominancia a través de la homogeneización de las comunidades de artrópodos dentro del cultivo. En este capítulo se abordan las siguientes preguntas:

1. ¿Los patrones espaciales de diversidad de artrópodos aéreos en los campos agrícolas son afectados por la heterogeneidad del paisaje?

2. ¿La dominancia de las especies de artrópodos en las posiciones dentro del cultivo es modificada por la heterogeneidad del paisaje? (Figura 3.1 a)
3. ¿Cuáles son los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la similitud en la composición específica de los ensambles de artrópodos entre las posiciones dentro del campo? (Figura 3.1 a)
4. ¿La heterogeneidad del paisaje modifica la magnitud de los efectos de *spillover* que modulan la diversidad de artrópodos aéreos en lotes de soja? (Figura 3.1 b)
5. ¿El efecto de borde (*spillover*) modulado por la heterogeneidad del paisaje modifica la estructura trófica en las posiciones internas del cultivo? (Figura 3.1 b).

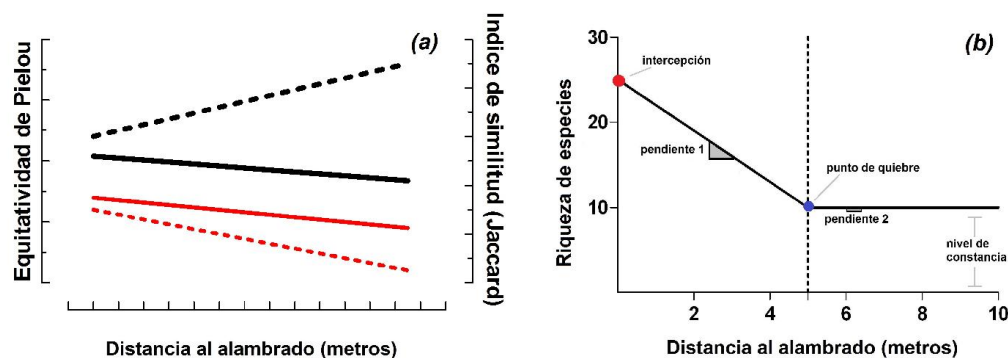


Figura 3.1 (a) Modificación de la equitatividad (líneas rojas) y similitud (líneas negras) de las comunidades de artrópodos para diferentes niveles de heterogeneidad del paisaje (homógenos: líneas discontinuas, heterogéneos: líneas continuas). (b) Modelo del efecto borde sobre la relación entre la riqueza de artrópodos aéreos y la distancia al alambrado (se identifican los parámetros afectados por la heterogeneidad del paisaje: intercepción, pendiente 1 y 2, punto de quiebre y constancia interna).

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un área de 5.000 km² de la Pampa Ondulada, noroeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 2.3, la descripción se presentó en el Capítulo 2).

3.2.2 Heterogeneidad del uso de la tierra

La caracterización de la heterogeneidad en el uso de la tierra se realizó identificando facetas terrestres (combinación de usos de la tierra, formando un patrón de relaciones espaciales estrechamente asociado con las propiedades de por lo menos un atributo terrestre; *sensu* Zonneveld 1989), para lo que el área de estudio se dividió en una cuadrícula de celdas de 5 x 5 km (232 celdas totales). Se determinaron los diferentes tipos de cobertura del suelo en cada faceta utilizando una clasificación supervisada de imágenes satelitales LANDSAT 7 TM+ de dos años consecutivos (2009/10 y 2010/11). Los tipos de cobertura se obtuvieron mediante el índice

normalizado de diferencia de vegetación (NDVI) como se describe en Guerschman *et al.* (2003). Posteriormente, sobre esta clasificación se delimitaron tres zonas diferentes, las que diferían en las proporciones del uso de la tierra (Weyland 2011), a través de esto se definieron los sistemas terrestres (ST) de uso predominante (Zonneveld 1989). Los tres sistemas terrestres se identificaron con un análisis de conglomerados, utilizando la estadística espacial explícita Getis-Ord G_i^* (Getis y Ord 1992) con la herramienta *Hotspot Analysis* (ESRI 2008). Este estadístico estima el grado de agrupación de la muestra local y su diferencia con el promedio para el paisaje principal. La estadística G_i^* tiene una distribución de z , donde un alto valor de z para un elemento del paisaje indica que sus vecinos tienen altos valores del atributo, y viceversa. El mayor (o menor) valor de z , indica asociaciones más fuertes. Una valor z cercano a cero indica que no hay concentración aparente, donde los vecinos tienen un rango amplio de valores (Weyland 2011). Se definieron tres sistemas terrestres relacionados con el uso de la tierra predominante, los que se designaron como agrícola, mixto y ganadero, esta predominancia en el uso de la tierra tiene un correlato con incrementos de la heterogeneidad.

3.2.3 Selección de sitios y muestreo con red de arrastre

El diseño utilizado en este capítulo siguió los protocolos establecidos en el Capítulo 2 (sección 2.4.3), donde se presentaron los pasos para la selección de los lotes de soja, en relación con las características estructurarles del campo y la topografía del borde herbáceo aledaño (Capítulo 2, Figura 2.2). Los muestreos dentro del campo también siguen los lineamientos establecidos en el capítulo 2 (Capítulo 2, sección 2.4.4). Los muestreos se repitieron en cuatro fechas (Enero y Febrero de 2010 y 2011).

3.2.4 Índices de diversidad

Se evaluó la riqueza de especies y la abundancia para cada posición dentro del cultivo, calculando el índice de diversidad de Shannon y utilizando esta variable para calcular el índice de Shannon modificado ($\exp^{H'}$) y el índice J de equitatividad de Pielou. La diversidad del ensamble de artrópodos se determinó mediante el índice de Shannon-Wiener modificado ($\exp^{H'}$), el que expresa la uniformidad de los valores de importancia en todas las especies de la muestra (Magurran 1988). El índice toma valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S (número de especies), cuando todas las especies están presentes con el mismo número de individuos. El índice H' se calculó de acuerdo con la expresión: $H' = -\ln \sum p_i * p_i$, donde \ln = logaritmo natural, $p_i = n_i / N$, n_i = el número de individuos de cada especie y N = número total de individuos. Además, se empleó el índice de equitatividad de Pielou (J') para medir la proporción de la diversidad observada en cada posición en relación con la diversidad máxima esperada. Su valor varía de 0 a 1, de modo que 1 es para situaciones en las que todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988). El cálculo se realizó de acuerdo a la siguiente expresión: $J' = H' / H'_{\max}$, donde $H'_{\max} = \ln(S)$ y H' = medida logarítmica de la diversidad.

Por último, se utilizó el coeficiente de similitud de Jaccard (transformado \log_{10}) para expresar el grado en que dos muestras son similares para las especies presentes en ellos, por lo que son una medida inversa de la diversidad, que hace referencia al recambio de especies entre dos posiciones (Pielou 1975, Magurran 1988). El rango de

valores para el índice de Jaccard oscila entre 0, cuando no hay especies compartidas entre las dos posiciones, y 1, cuando la composición de especies de las dos posiciones es la misma. Este coeficiente se obtuvo mediante la siguiente expresión: $J = a / (a + b + c)$, donde a = número de especies compartidas, b = número de especies únicas a la posición 0 (alambrado) y c = número de especies presentes dentro del campo (posición focal). Al obtener valores negativos por la transformación se utilizó $(1 - \log_{10} \text{Jaccard})$ para su mejor visualización. Los índices de diversidad de Shannon (H') y de equitatividad de Pielou (J') fueron calculados con el paquete ‘vegan’ en el programa R (R Development Core Team 2011).

Los artrópodos capturados se clasificaron en gremios tróficos según los rasgos generales que reflejan los atributos funcionales asociados principalmente con la adquisición de recursos, hábitos y preferencias alimentarias utilizando las características anatómicas y bibliografía (Imms *et al.* 1984, Borror *et al.* 1992). Los insectos fitófagos se subdividieron en masticadores de hojas, chupadores de savia y consumidores polen (polinófagos) o de semillas (granívoros). Los grupos restantes eran depredadores, avispa parasíticas, detritívoros/fungívoros y ácaros (Hawes *et al.* 2009).

3.2.5 Análisis estadísticos

Se utilizó un análisis de varianza de dos vías para poner a prueba el efecto de la posición en el campo (0, 4, 8, 16, 32 y 64 metros), y la densidad de la alambrado en el paisaje para determinar su influencia sobre: el índice de diversidad de Shannon, la equitatividad de Pielou, y el índice de similitud de Jaccard (\log_{10}) de los artrópodos aéreos, el sistema terrestre predominante se incluyó como un factor de bloqueo. Las medias se separaron mediante pruebas de Tukey. Se evaluaron los supuestos de homogeneidad de varianzas y la normalidad de la distribución (QQ-plots) de las variables dependientes. Los datos fueron transformados cuando fue necesario para cumplir con dichos supuestos. Una rutina de simplificación del modelo se aplicó mediante la eliminación de los términos que no mostraban interacciones significativas (test F , $P > 0,05$). Los principales efectos no significativos fueron posteriormente removidos del análisis sólo cuando no estaban involucrados en alguna interacción significativa (Crawley 2007). Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2013).

Para analizar el alcance de los efectos de *spillover*, se ajustaron modelos con punto de quiebre (Muggeo 2008), los cuales permiten examinar variaciones del patrón de riqueza en relación con la heterogeneidad del paisaje. Los modelos “segmentados” o de punto de quiebre son modelos de regresión, donde la relación entre la variable de respuesta y una o más variables explicativas es lineal para diferentes segmentos, es decir, son representadas por dos o más líneas rectas conectadas a valores desconocidos: estos valores se refieren generalmente como puntos de interrupción o puntos de cambio (Muggeo 2008). En este capítulo asumimos un GLM con una función de enlace conocidos y posibles co-variables adicionales, x_i , con parámetros lineales δ , y función enlace $(\mu_i) = x'_i\delta + \beta_1 Z_i + \beta_2 (Z_i + \psi)_+$. Los puntos de quiebre y las pendientes de dicha relación segmentada suelen ser los parámetros de mayor interés. Aquí, estos modelos se ajustaron para determinar el cambio en el patrón de riqueza de artrópodos aéreos en diferentes heterogeneidades del paisaje. Los pasos a seguir son sencillos: en primer lugar, un GLM estándar debe estimarse y luego se añade una relación con punto de quiebre para volver a ajustar el modelo general y comprobar si dicho punto de quiebre es estadísticamente significativo. Los modelos fueron ajustados a través del paquete

‘segmented’ (Muggeo 2008) para el paquete informático R (R Development Core Team 2013).

3.3 Resultados

Los datos relacionados a la composición de especies se exhiben en la *sección 2.5* (Capítulo 2), la lista de especies total registradas se presenta en el apéndice (Tabla Suplementaria S1). La diversidad de especies de artrópodos aéreos (\exp^H de Shannon) fue influenciada significativamente por la posición en el cultivo, el sistema terrestre dominante en el paisaje y la densidad del alambrado (Tabla 3.1), sin interacciones significativas entre los factores incluidos en los modelos ($P > 0,10$). Las posiciones más cercanas al alambrado sostienen la mayor diversidad de especies de artrópodos disminuyendo hacia el interior del lote. Este patrón fue consistente en los diferentes sistemas terrestres. Sin embargo, en el sistema con preponderancia de uso ganadero, la diversidad de artrópodos aéreos en las posiciones más internas del cultivo (32 y 64 metros) fue similar a las de posiciones más externas (4 metros; Figura 3.2 a) y significativamente superior a las mismas posiciones en los restantes sistemas terrestres (agrícola y mixto). Este mayor nivel en el índice de diversidad de artrópodos estaría relacionado con la intensidad del uso de la tierra en el contexto. El uso agrícola de la tierra de menor intensidad en el sistema ganadero mantiene niveles de diversidad más altos (Figura 3.2 b), con efectos que se extienden hacia posiciones centrales del cultivo. Los sistemas mixto y agrícola tuvieron valores similares entre sí, pero con una diferenciación en la zona de transición comprendida entre 16 y 32 metros dentro del cultivo, donde los niveles fueron menores en el sistema mixto.

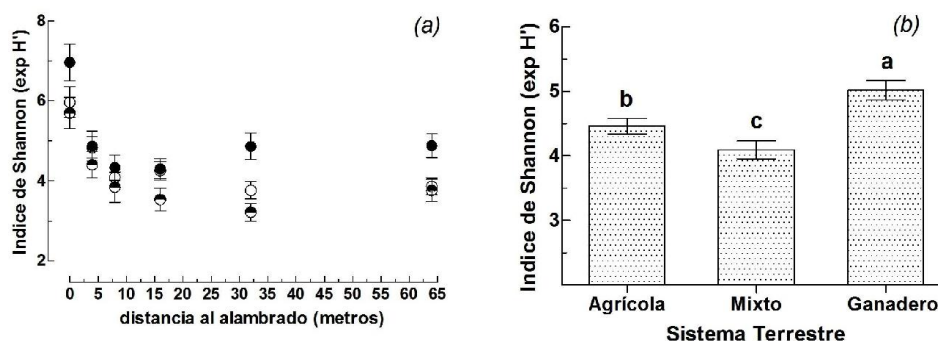


Figura 3.2 Relación entre el índice de diversidad de Shannon (\exp^H) y (a) la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (Círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos medio-llenos: mixtos); (b) en el segundo panel se representa en relación con los diferentes sistemas terrestres (modelos lineales de efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

Tabla 3.1 Efectos de la posición en el cultivo (distancia al alambrado), heterogeneidad del paisaje, y densidad de alambrado en el contexto, sobre el índice de diversidad de Shannon (\exp^H), índice de equitatividad (Pielou) y el índice de Similitud (\log_{10} Jaccard) de artrópodos aéreos en cultivos de soja (el año fue utilizado como co-variable en el modelo). Las interacciones no fueron significativas. Se informan los grados de libertad (g.l.). Nivel de significancia ($P < 0,05$): ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$. Modelos lineales de efectos mixtos.

	Fuente	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Índice de Shannon	Posición	5	26,96	***
	Paisaje	2	14,63	***
	Densidad de alambrados	65	9,04	***
Equitatividad (Pielou)	Posición	5	1,74	ns
	Paisaje	2	3,82	**
	Densidad de alambrados	65	5,86	***
Índice de Jaccard	Posición	4	3,31	**
	Paisaje	2	6,94	**
	Densidad de alambrados	64	3,03	***

La equitatividad (índice J de Pielou) fue influenciada por el sistema terrestre y la densidad del alambrado (Tabla 3.1), aunque fue más variable que el índice de Shannon. La equitatividad fue mayor para todas las posiciones en el sistema ganadero, con diferencias significativas con el resto de los sistemas terrestres (Figura 3.3 a). Para el sistema agrícola, la equitatividad se mantiene relativamente constante entre las posiciones en el lote. Por el contrario, en el sistema mixto las posiciones más cercanas al alambrado (0 y 4 metros) difieren notablemente a los valores de equitatividad en las posiciones más internas del lote (8, 16, 32 y 64 metros; Figura 3.3 a), manteniendo altos valores de equitatividad en las zonas más cercanas al alambrado. A pesar de la falta de sustento estadístico, las posiciones más cercanas al alambrado mostraron valores de equitatividad más altos que las posiciones internas del cultivo, con la sola excepción de la distancia de 8 metros, donde los valores para los tres sistemas terrestres mostraron los valores mínimos (Figura 3.3 a). Mientras que el incremento en la densidad de alambrados tiene efecto positivo sobre la equitatividad de Pielou (Tabla 3.1), disminuyendo la dominancia.

El índice de similitud de Jaccard (\log_{10}) fue influenciado por el sistema terrestre, la posición en el campo, y la densidad del alambrado (Tabla 3.1), siendo el sistema terrestre el de mayor influencia. La similitud disminuyó desde el alambrado hacia el interior del campo (Figura 3.4 a), apoyando que las posiciones más próximas entre si son más similares. En el sistema agrícola, los valores de similitud en las posiciones más internas del lote presentan valores constantes a lo largo del gradiente, difiriendo poco del valor más cercano al alambrado (4 metros). Por otra parte, los valores difieren significativamente de los valores de los sistemas mixtos y ganaderos, siendo estas diferencias muy visibles a partir de la posición de 16 metros en el interior del cultivo (Figura 3.4 a). Observando las medias en el índice de similitud para los diferentes

sistemas es notorio que el sistema ganadero y el sistema mixto muestran los valores de similitud más bajos, alcanzando mayores niveles de similitud en el sistema agrícola (Figura 3.4 *b*). Los incrementos en la densidad de alambrados afectaron positivamente al índice de similitud (Tabla 3.1), esto indica que ocurren cambios en la composición de las comunidades.

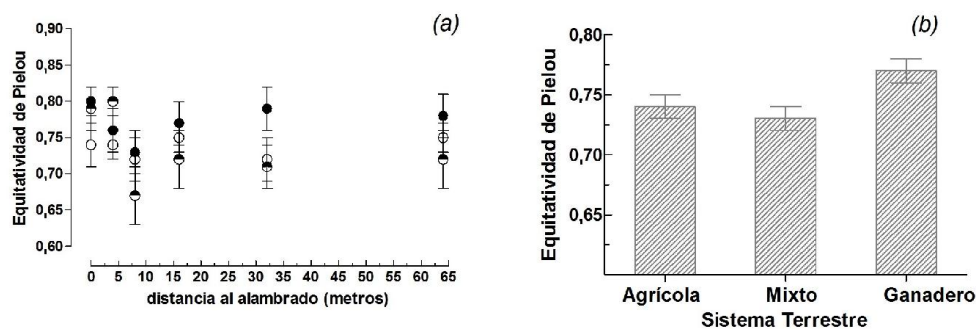


Figura 3.3 Valores medios y variación en el índice de equitatividad de Pielou. (a) en relación con la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos medio-llenos: mixtos); y (b) la media del índice de Pielou en los diferentes sistemas terrestres de uso. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

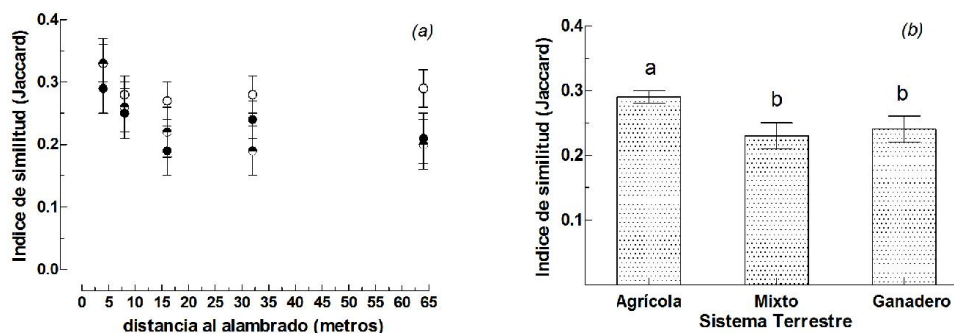


Figura 3.4 Valores medios y desvío estándar en el Índice de similitud de Jaccard (\log_{10}). (a) en relación con la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres (círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos medio-llenos: mixtos); y (b) la media del índice de similitud de Jaccard en los diferentes sistemas terrestres de uso. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

En sentido biológico, los modelos con punto de quiebre nos permiten evaluar el grado y área de influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre el patrón de diversidad de artrópodos en el cultivo. Los modelos de regresión con punto de quiebre ajustados sobre los patrones del efecto de borde, muestran diferencias entre sistemas (Figura 3.5). El punto de intercepción en el alambrado fue mayor para el sistema ganadero (10,5

spp.), disminuyendo en el sistema agrícola (9,6 spp) y con valores menores en el sistema mixto (8,4 spp.). El punto de quiebre, donde se produce un cambio pronunciado en la riqueza de especies, fue de $6,2 \pm 1,30$ metros ($P < 0,0001$) en el sistema agrícola, $4,9 \pm 1,1$ metros ($P = 0,0001$) el mixto y de $5,1 \pm 0,86$ metros ($P < 0,0001$) en el ganadero, siendo las diferencias significativas.

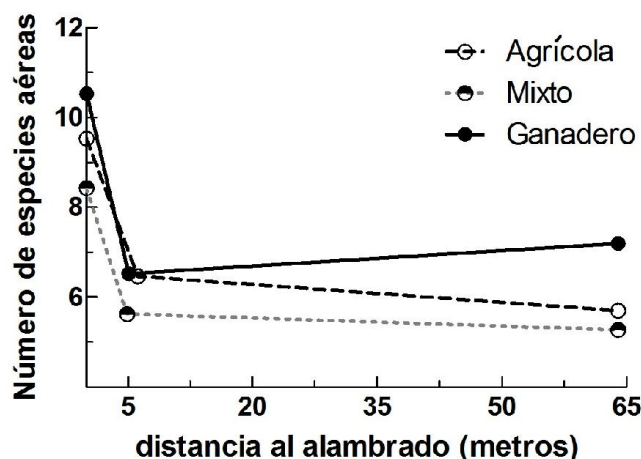


Figura 3.5 Modelos de regresión con relaciones con punto de quiebre (*break-point*) para la riqueza de especies aéreas en los diferentes sistemas terrestres (agrícola, mixto y ganadero). Se informan los parámetros de intercepción, punto de quiebre y constancia interna.

La zona comprendida entre el borde del cultivo (entre 4 y 7 metros) sería una zona muy adversa para la entomofauna (Figura 3.5). Las pendientes brindan información de la tasa de pérdida o ganancia de especies por la unidad de distancia al alambrado (los valores negativos u positivos, respectivamente se relaciona a esta variación). El análisis de las pendientes de los modelos muestran valores altos de disminución desde el alambrado hacia el borde (4 - 7 metros; pendiente 1), aunque la pendiente más negativa ocurre en el sistema ganadero (pendiente 1: $-0,7806 \pm 0,1612$), en el sistema agrícola (pendiente 1: $-0,5067 \pm 0,1272$) y el mixto (pendiente 1: $-0,5788 \pm 0,1525$) la pendiente tiene valores menos negativos. La segunda pendiente (pendiente 2), ajustada en posiciones más interiores que el punto de quiebre, difirieron entre sistemas, con disminuciones en el sistema agrícola (pendiente 2: $-0,0074 \pm 0,0084$) y con un valor mayor en el sistema mixto (pendiente 2: $-0,0087 \pm 0,0100$). En el sistema ganadero, a diferencia de los sistemas anteriores, la pendiente es positiva (pendiente 2: $0,0095 \pm 0,0107$) indicando un aumento de especies muy suave hacia el interior del cultivo.

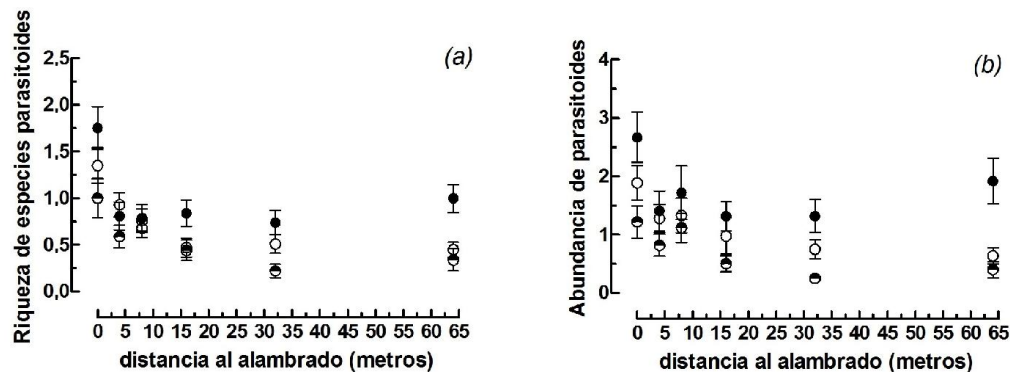


Figura 3.6 Patrón de distribución del gremio de parasitoides en relación con la distancia al alambrado para los diferentes sistemas terrestres. (a) Riqueza de especies, (b) abundancia de parasitoides. Círculos llenos: ganadero, círculos vacíos: agrícola, y círculos medio-lenos: mixtos.

La estructura de gremios de los ensambles de artrópodos aéreos contribuye a explicar el patrón observado en el número de especies (Figura 3.5). El gremio de artrópodos parasitoides fue particularmente sensible al sistema terrestre preponderante, aumentando su riqueza ($F = 13,76$, $P < 0,0001$) y abundancia ($F = 20,84$, $P < 0,0001$) hacia posiciones más internas del cultivo sólo en el sistema ganadero (Figura 3.6). La caída en el número de especies parasíticas a partir de los 16 metros desde el alambrado sería una de las causas de la pendiente negativa en el modelo ajustado en los sistemas agrícola y mixto (Figura 3.5).

3.4 Discusión

En este capítulo se muestra que la magnitud de los efectos de *spillover* es modificada de manera positiva a medida que se incrementa la heterogeneidad del paisaje. Los paisajes con menor intensidad de manejo, representada por el sistema ganadero, mantienen mayor riqueza de especies, esto es muy notorio tanto para las posiciones más próximas al alambrado, así como en las posiciones más internas del cultivo. Los paisajes con manejos agrícolas más intensivos han demostrado tener efectos negativos significativos sobre los patrones espaciales de artrópodos en los campos cultivados, con disminución en la magnitud de los efectos borde (Hendrickx *et al.* 2007; Attwood *et al.* 2008; Flohre *et al.* 2011). Además, en los sistemas más intensificados se incrementa la similitud de la composición de las comunidades entre las posiciones debido a incrementos en la similitud de las condiciones ambientales en el contexto (Flohre *et al.* 2011). En paisajes con bajo contraste las condiciones ambientales se homogenizan debido a la estandarización de las prácticas agrícolas, imponiendo restricciones a la diversidad de especies.

3.4.1 La heterogeneidad del paisaje incrementa la diversidad dentro del cultivo

La diversidad de artrópodos fue más alta en los paisajes más heterogéneos (ganadero), disminuyendo en los demás paisajes, pero sin diferencias significativas

entre ellos. La diversidad de usos de la tierra en el sistema ganadero contiene un mayor número de especies, ya que cada hábitat particular proporciona especies que tienen algún grado de dependencia del mismo. Una menor intensidad en el manejo permitiría poblaciones más abundantes, debido a la relajación en la frecuencia de los disturbios a escala de paisaje (Tscharntke *et al.* 2005 a; Flohre *et al.* 2011). En las posiciones más cercanas al alambrado, la diversidad de artrópodos es mayor que en las posiciones del centro del campo, lo cual tiene relación directa con la distancia a los hábitats no-cultivados en el contexto, los que funcionan como donantes de diversidad (Elliot *et al.* 1999; Purtauf *et al.* 2005; Geiger *et al.* 2009). La mayor disponibilidad de hábitats no-cultivados en el paisaje proporcionan condiciones propicias para el crecimiento de las poblaciones de artrópodos, donde el excedente de individuos sirve de inóculo capaz de dispersarse dentro de los campos agrícolas, recuperando así las capacidades funcionales de los agro-ecosistemas, tales como el control biológico de plagas (Menalled *et al.* 1999; Bianchi y Wäckers 2008). La recuperación funcional podría tener respuestas positivas en el rendimiento del cultivo y en los costos del control químico (de la Fuente *et al.* 2010), incluso disminuyendo la variabilidad en el rendimiento de los cultivos.

La mayor diversidad de artrópodos en los bordes está caracterizada, sobre todo, por el gremio de parasitoides y en menor medida por los depredadores, los que se derraman hacia las posiciones centrales del cultivo. Estos resultados sugieren que el mayor contraste y distribución de heterogeneidad en el sistema ganadero tiene consecuencias sobre la distribución de especies parasitoides (Figura 3.6). Olson y Wäckers (2007) encontraron que la distribución de especies parasitoides de Tachinidos y del género *Trichogramma* tienen preferencias por los márgenes de los cultivos. Además, las densidades de *Trichogramma* spp. fueron mayores en los márgenes del cultivo que en el centro del campo, sugiriendo efectos de *spillover*. Es ampliamente aceptado que los parasitoides se desplazan entre el hábitat que contiene a sus presas y otros hábitats que contienen elementos vegetales nutritivos (Powell 1986; Jervis *et al.* 1993; Bianchi y Wäckers 2008). Estos hábitats estarían representados por las áreas no-cultivadas, donde la vegetación espontánea tiene una estabilidad temporal mayor y la combinación de recursos es más diversa que la de los sistemas cultivados. Por el contrario, Marino y Landis (1999) han demostrado que el gradiente de la densidad de parasitoides no está relacionado con la complejidad del paisaje, aunque pudieron haber ocurrido otras diferencias ambientales subyacentes a los patrones de uso de la tierra. Tanto el micro-clima más moderado como las fuentes de néctar más abundantes, las que ocurren en mayor proporción en paisajes heterogéneos, serían los factores causales de la mayor diversidad y abundancia de parasitoides (Marino y Landis 1999).

3.4.2 Los paisajes intensificados homogenizan las comunidades de artrópodos

La equitatividad fue más alta en el sistema ganadero en todas las posiciones dentro del cultivo, mientras que los patrones fueron más variables en los demás sistemas. La mayor heterogeneidad del contexto produce efectos sinérgicos entre los bordes produciendo un equilibrio en la dominancia de las comunidades. Estos resultados muestran que no existe una dominancia en las posiciones centrales del cultivo, difiriendo de los sistemas mixtos y agrícolas, en donde en las posiciones internas los valores de equitatividad disminuyen (por ejemplo, mayor dominancia). En los sistemas más homogéneos, el incremento en la dominancia es resultado de la disminución en las poblaciones de parasitoides principalmente (Figura 3.6). En contraposición, el sistema ganadero mantiene los niveles poblacionales de dichos

gremios en niveles altos, disminuyendo la dominancia. Debido a que la estructura trófica de la comunidad es afectada por la estructura de hábitats y del uso de la tierra en el contexto, y debido a que los artrópodos juegan un rol protagonista en el ciclado de nutrientes, la polinización, y el control biológico, la heterogeneidad espacial en los agro-ecosistemas afecta posteriormente el funcionamiento del ecosistema (Chapin *et al.* 2000; McIntyre *et al.* 2001; Moonen y Bàrberi 2008; Klein 2009). El paisaje con preponderancia de ganadería mantiene una dinámica de parches con hábitats que funcionan como refugios de los grupos más sensibles a los ambientes agrícolas y, a su vez, permite mantener la abundancia poblacional en niveles mayores en el mosaico agrícola. Estos cambios estructurales en el nivel de comunidad son el resultado de respuestas taxón-específicas a la estructura del paisaje, la cual varía en relación con la heterogeneidad en el uso de la tierra (MacLeod *et al.* 2004; Flohre *et al.* 2011). Además, los lotes agrícolas inmersos en el paisaje con mayor intensificación de la agricultura mostraron una mayor homogeneidad en la composición de especies entre las posiciones del campo. Los menores niveles de similitud en los paisajes más heterogéneos estarían relacionados con el mayor pool especies en el contexto. En esos paisajes, los hábitats no-cultivados actúan acumulando especies que no pueden sobrevivir en los campos cultivados (Di Giulio *et al.* 2001; Hendrickx *et al.* 2007; Attwood *et al.* 2008). Estas especies sensibles se ven afectadas a los procesos de baja densidad y pueden llegar a extinguirse localmente. Sin estos efectos de "rescate" (Brown y Kodric-Brown 1977; Hanski y Gyllenberg 1993), las poblaciones dominantes en el paisaje serían las especies capaces de resistir los disturbios agrícolas, con bajas selectividad en la posición que ocupan, y con efectos posteriores en el aumento de la similitud entre comunidades. Las diferencias de la composición de artrópodos entre las posiciones más próximas al alambrado con relación a las restantes posiciones dentro del cultivo se magnificaron cuando el paisaje tenía una mayor heterogeneidad. En el paisaje heterogéneo, el aumento de la diversidad de artrópodos en el contexto proporciona un conjunto de especies con mayor recambio, que debido a la dispersión activa (*spillover*) modifica los patrones espaciales de distribución de especies (Rand *et al.* 2006). Por otra parte, la heterogeneidad de hábitats en el paisaje ofrece especies especializadas a tales tipos de hábitats y sus especies asociadas (Shmida y Wilson 1985; Rosenzweig 1995). Esta variabilidad en los ensambles de artrópodos en el paisaje introduce cambios de composición en la diversidad dentro del cultivo. En un paisaje homogeneizado (sistema agrícola), la similitud entre los hábitats, y la similitud interna entre lotes es alta ya que unas pocas especies dominan el paisaje.

3.4.3 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la magnitud del *spillover*

Los hábitats de borde pueden alterar la naturaleza de las interacciones entre especies, modificando, por lo tanto, los procesos y la dinámica ecológica en un amplio rango de escalas (Fagan *et al.* 1999; Ewers y Didham 2006). Además, los efectos de borde de hábitat pueden depender del contexto del paisaje, siendo paisajes diversos y estructuralmente complejos los que afectan a los patrones espaciales (Altieri 1999; Landis *et al.* 2000; Tscharrntke *et al.* 2005 b). La heterogeneidad del paisaje ha demostrado una influencia significativa sobre la magnitud de los efectos de borde, en paisajes con menor intensificación de la agricultura, como el sistema ganadero (Figura 3.2), el *spillover* aumenta la diversidad de artrópodos en las posiciones mas internas del cultivo. La estructura heterogénea del paisaje influye positivamente en la magnitud de los efectos de borde, alcanzando las posiciones más distantes. En el sistema menos heterogéneo (sistema agrícola) el efecto de borde penetra hasta posiciones de 8 metros

dentro del campo cultivado (sensu modelos con punto de quiebre), manteniendo valores constantes hacia el interior del lote (Figura 3.2 a). Algo similar ocurre en el paisaje con heterogeneidad intermedia (sistema mixto), pero con valores más bajos de diversidad. El efecto de borde, en general vinculado con las relaciones de área/perímetro, también se vio afectado por la heterogeneidad del paisaje (Ewers *et al.* 2007). En la Pampa Ondulada, los campos cultivados son similares en la identidad de los cultivos sembrados y en su manejo agrícola, como también en variables estructurales como el tamaño y la forma del lote. En este escenario, los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la influencia de los efectos de *spillover* pueden aislarse de los efectos del tamaño de parche.

3.4.4 El paisaje modifica el punto de quiebre del patrón de spillover

La diversidad de artrópodos aéreos fue más abundante en las posiciones del campo más próximas al alambrado. Patrones similares han sido observados en otros estudios para carábidos, arañas, taquínidos y hemípteros (Thomas y Marshall 1999; Pierce y Zalucki 2006; Olson y Wäckers 2007). Las posiciones intermedias en relación con la distancia al alambrado (de 4 a 20 m) mostraron un mayor índice de diversidad que las posiciones ubicadas en el interior del campo, a pesar de que en la región se reconoce que la cabecera del lote (de 4 a 20 metros) experimenta regímenes de disturbios más severos que el centro del cultivo (Poggio *et al.* 2013). Numerosas especies presentes dentro de los campos no pueden sobrevivir ni completar su ciclo de vida, y así sostener poblaciones viables en las condiciones ambientales impuestas por las prácticas agrícolas. Las cuales ocurren por la duplicación del laboreo del cultivo (siembra y aplicaciones de productos agro-químicos), consecuencia de la circulación de la maquinaria agrícola en las cabeceras (Poggio *et al.* 2013). Este patrón se modifica en el sistema ganadero, en donde las posiciones más internas (32 - 64 metros) mantienen valores de diversidad altos, comparables a las posiciones con mayor influencia del borde (0 - 4 metros). Estos incrementos pueden explicarse en relación con los hábitats del contexto, y a los niveles de intensificación locales. Estudios previos sobre los artrópodos epigeos mostraron que la heterogeneidad en el vecindario, como también en el paisaje inmediato (500 metros de diámetro), son moduladores importantes de la riqueza de artrópodos en los campos cultivados (Molina *et al.* enviado). En una escala más detallada, se demuestra que la intensificación de la agricultura en el paisaje tiene consecuencias importantes en los ensambles de artrópodos aéreos, paisajes que tienen una proporción de pasturas > 25% de la superficie total son sistemas en los cuales la riqueza se mantiene alta, lo que aumenta la diversidad de artrópodos aéreos en las posiciones más internas de los cultivos (Figura 3.2 y 3.5).

La heterogeneidad del paisaje fue un factor clave en la definición del patrón de distribución de especies en los bordes de los cultivos. La distancia al alambrado en la que la caída en la riqueza de especies cambió significativamente de pendiente (*i.e.*, punto de quiebre entre 4 y 7 metros) fue similar entre los diferentes sistemas terrestres. Esto pone de manifiesto que ocurren cambios importantes en la estructura de los ensambles de artrópodos a una distancia próxima al alambrado (Figura 3.5). La diversidad de artrópodos aéreos presente en la vegetación espontánea del alambrado y el hábitat aledaño (borde herbáceo) disminuye con una tasa muy elevada a medida que se acerca al punto de quiebre. Estos datos estarían mostrando que dicha área es una zona de transición hacia posiciones con características ambientales diferentes (nivel de manejo, disturbio, composición florística, etc.). Roume *et al.* (2011) mostraron que

ocurren cambios abruptos en la composición de las especies de carábidos en los hábitats de borde, debido principalmente a las frecuentes operaciones de manejo. En posiciones más internas del cultivo, luego de la zona de transición (punto de quiebre) la pendiente muestra diferencias entre paisajes, en los sistemas más homogéneos, se pierden especies a medida que aumenta la distancia al alambrado (Figura 3.5). En el paisaje mixto dicha disminución es más suave a la que ocurre en el sistema agrícola, donde la disminución tiene una pendiente más negativa. En contraste, el paisaje ganadero exhibió que, luego de la zona de transición, la diversidad comienza a aumentar en valores moderados hacia el interior del cultivo (Figura 3.5). El patrón de disminución de la riqueza desde el borde hacia el interior podría explicarse debido a efectos “*bottom-up*” de la estructura vegetal del borde, relacionado principalmente con los efectos sobre la abundancia de hospedadores alternativos (Menalled *et al.* 1999). La vegetación fuera del campo difiere considerablemente de la encontrada dentro del cultivo, lo cual podría traducirse en variaciones en la abundancia de huéspedes alternativos (Andow 1991; Benton *et al.* 2003; Bengtsson *et al.* 2005). Los menores valores de riqueza se observaron en el sistema mixto, debido posiblemente a los aumentos en el canibalismo o en la depredación intra-gremio como consecuencia de la acumulación de enemigos naturales en los hábitats de mayor complejidad (Langellotto y Denno 2004) por interacciones antagonistas, aunque esto no fue evaluado en esta Tesis.

3.5 Conclusiones

Los resultados aportados aquí apoyan en gran medida las hipótesis planteadas, donde la heterogeneidad del paisaje influye de manera positiva sobre la magnitud de los efectos de *spillover*. A pesar de que el punto de diferenciación entre las comunidades del borde y del interior del cultivo fueron similares entre los diferentes sistemas terrestres (ubicadas entre los 4 a 7 metros), la riqueza en las posiciones más próximas al alambrado y las más centrales dentro del cultivo muestran valores mayores en el sistema ganadero, en comparación a los sistemas más intensivos (mixto y agrícola). Por otra parte, la disminución en la heterogeneidad del paisaje tuvo un efecto homogeneizador sobre las comunidades de artrópodos en posiciones dentro del cultivo. Además, en paisajes más intensificados se altera la estructura trófica, particularmente el gremio de parasitoides, pudiendo afectar negativamente al control biológico natural. La menor disponibilidad de hábitats no-cultivados en el paisaje modificaría la distribución de los parasitoides por dos mecanismos no excluyentes: (1) modificando los recursos presentes para especies con requisitos más puntuales en, por ejemplo, hospedadores, fuentes de néctar, y (2) disminuyendo las abundancias en sus poblaciones, por lo que modifica negativamente la probabilidad de dispersión.

El efecto positivo de la heterogeneidad del paisaje sobre los patrones de distribución de especies dentro de los lotes cultivados sugiere que es necesario mantener mosaicos de usos de la tierra más heterogéneos, junto con políticas y pautas de manejo para mantener y aumentar la diversidad biológica en los dinámicos paisajes agrícolas. No sólo para mantener la diversidad biológica *per se*, sino que también a esto se agrega “el mantenimiento de una alta diversidad subyace de manera oculta en el mismo proceso productivo, alterando la severidad de los ataques de plagas (a través de efectos de *spillover* desde los hábitats no-cultivados) y disminuyendo los costos relacionados a la aplicación de pesticidas para controlar dichas poblaciones” (de la Fuente *et al.* 2010).

Capítulo

4

**Las comunidades de artrópodos epigeos
en paisajes con agricultura intensiva:
efectos del mosaico de uso de la tierra, la
heterogeneidad del vecindario y la
posición en el campo**

4.1 Introducción

La intensificación progresiva de la agricultura simplificó significativamente los ecosistemas naturales (Benton *et al.* 2003). Esta reducción en la heterogeneidad alteró la provisión de servicios ecológicos en los ecosistemas agrícolas, los cuales median flujos de materiales y energía o modulan las condiciones abióticas (Chapin *et al.* 2000). Las condiciones ambientales que prevalecen en los hábitats no-cultivados, tales como los bordes de cultivos y alambrados, suelen ser más estables y de alto contraste en comparación con la de los campos agrícolas vecinos (Burel *et al.* 1998; Poggio *et al.* 2013). Así, las condiciones en los hábitats no-cultivados pueden proporcionar una amplia variedad de condiciones ambientales y recursos para los artrópodos.

La vegetación espontánea de los alambrados suministra protección y refugios de hibernación para los artrópodos, así como recursos alimentarios, tales como presas alternativas, polen y fuentes de néctar (Landis *et al.* 2000; Bianchi y Wäckers 2008). El mantenimiento de poblaciones viables de artrópodos en los paisajes agrícolas es fundamental para sostener la prestación de servicios ecosistémicos, como la regulación de plagas y la polinización (Öckinger y Smith 2007; Flynn *et al.* 2009). Los mosaicos agrícolas que incluyen usos de la tierra diferentes, por lo general, sostienen una mayor diversidad de artrópodos, como resultado de complejas combinaciones de recursos y de condiciones abióticas que satisfacen las necesidades de una variedad mayor de gremios (Moonen y Bàrberi 2008). Además, la asociación entre los servicios de los ecosistemas y la variedad de usos de la tierra a escala de paisaje puede presentar una relación asintótica. Por lo tanto, esta respuesta de saturación a medida que los usos de la tierra son más variados sugiere que un número relativamente pequeño de actividades diferentes en un paisaje satisfaría los requisitos funcionales mínimos asociados con la provisión de servicios de los ecosistemas particulares (Swift *et al.* 2004).

La heterogeneidad en el uso de la tierra produce efectos “*bottom-up*” a lo largo de la cadena trófica. Las principales causas son: el aumento de la complejidad en relación con la distribución de recursos, la estructura y la composición florística (Tscharntke *et al.* 2005 a), y el incremento en la disponibilidad de refugios, causando variabilidad en el comportamiento y el movimiento de los artrópodos. Además, la estructura del paisaje puede influir en la diversidad de especies a escala local a través de la dispersión entre los parches vecinos contrastantes en sus condiciones ambientales. Estas dinámicas han sido caracterizadas para artrópodos (efectos de “*spillover*”; Rand *et al.* 2006) y plantas (“efecto de masa”; Shmida y Wilson 1985). Los recursos de un parche pueden subsidiar consumidores comunes, que podrían tener un mayor impacto sobre los recursos dentro de un hábitat contiguo, produciendo efectos diferentes a los esperados sólo teniendo en cuenta la dinámica *in situ* (Pulliam y Danielson 1991; With y Crist 1995).

La expansión agrícola reciente en Argentina ha sido liderada por el cultivo de soja, cuya rápida adopción fue acompañada con el aumento en el uso de insumos y en la siembra directa (Satorre 2005; Poggio *et al.* 2010). Estos avances tecnológicos homogeneizaron los patrones de uso de la tierra a través de la promoción del arado de pasturas para sembrar cultivos en hileras, sembrando una menor variedad de cultivos, y la eliminación de alambrados para ampliar los lotes agrícolas (Ghersa y León 1999). En el escenario actual, los hábitats no-cultivados representan reservorios de especies de baja frecuencia o que no son capaces de completar su ciclo de desarrollo (o de vida) dentro de los campos cultivados (Le Coeur *et al.* 2002; Poggio *et al.* 2010). La retención de hábitats no-cultivados en los mosaicos de agricultura intensiva, como las redes de alambrados y los márgenes de los campos, puede ayudar a mantener la heterogeneidad

del paisaje y, por lo tanto, conservar la diversidad de artrópodos (Marshall y Moonen 2002).

El principal objetivo de este capítulo está orientado a valorar la importancia de los alambrados para mantener la diversidad de artrópodos en los mosaicos de agricultura intensiva. Asimismo, aquí se aborda la identificación de los factores asociados a la heterogeneidad espacial del mosaico agrícola que influyen sobre la riqueza de especies y la abundancia de los ensambles de artrópodos epigeos. De hecho, muchas especies de artrópodos que habitan en los márgenes del campo desempeñan funciones ecológicas que están estrechamente relacionadas a la prestación de servicios de los ecosistemas para la agricultura, tales como la polinización y el control biológico (Elliot *et al.* 1998; Torretta y Poggio 2013). Por lo tanto, algunos artrópodos pueden “derramarse” hacia los campos cultivados vecinos y recuperar las funciones ecológicas dentro de estos campos en un período relativamente corto. Estos efectos *ecotonaes* sobre la diversidad de artrópodos epigeos se producen en las interfases entre cultivos, consecuencia de los menores niveles de intervención antrópica, siendo este efecto acrecentado en paisajes más heterogéneos (Figura 1.1 *iii*). En este marco, se evaluaron: (1) los efectos de la heterogeneidad espacial en múltiples escalas (es decir, la posición en el campo, heterogeneidad del vecindario y el mosaico de uso de la tierra) sobre la riqueza de especies y la abundancia de artrópodos epigeos; (2) la importancia de los alambrados para retener la diversidad de artrópodos epigeos, y (3) los efectos de la heterogeneidad espacial sobre los gremios de artrópodos, así como la "redundancia" (diversidad) dentro de los gremios. Se espera que los alambrados no sólo desempeñen un papel fundamental para mantener la diversidad de artrópodos en los mosaicos de cultivos, sino también que interactúen sinérgicamente con la heterogeneidad en escalas espaciales mayores, contribuyendo así a mantener las poblaciones de artrópodos que proporcionan servicios ecosistémicos a la agricultura. Por lo cual, los cultivos en los paisajes más intensificados, pero con un patrón de uso más heterogéneo y una red densa de alambrados, mostrarán niveles más altos de diversidad de artrópodos y en el recambio de especies.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Sitio de estudio

El estudio se realizó en un establecimiento ubicado en la Pampa Ondulada, una sub-región de los pastizales del Río de la Plata, la descripción se presentó en el Capítulo 2 (Soriano 1991; Figura 2.3).

4.2.2 Muestreo de artrópodos y plantas

Los muestreos se llevaron a cabo durante la primavera-verano de dos años consecutivos (2009/2010 y 2010/2011) en los campos cultivados pertenecientes al establecimiento "Las Polvaredas" (34° 07' S, 60° 34' W). El establecimiento cuenta con 4.400 ha, la mayor parte del uso de la tierra es dedica a cultivos anuales (84% de la superficie total), mientras que las áreas de pastoreo se concentran a lo largo de las márgenes de un arroyo que atraviesa la finca (11% de la superficie total; Arroyo Dulce). Arboledas pequeñas, construcciones rurales y corrales se encuentran dispersos en el paisaje. En este escenario, los alambrados ocupan un área ligeramente mayor al 1% de

la superficie total del establecimiento. Los alambrados generalmente son utilizados para dividir campos (o potreros) con diferentes usos de la tierra o tipos de cultivos. El tamaño de los lotes en esta propiedad tiene un promedio de 60 ha (similar a los tamaños de lotes en la sub-región).

Los artrópodos y las plantas fueron relevados en 22 pares de lotes adyacentes (44 parcelas de muestreo) que se encontraban separados por un alambrado. Cada par de lotes fue ocupado por una de las posibles combinaciones de los tres tipos de cultivos que prevalecen en la región de estudio: maíz, soja y trigo/ soja. Por lo tanto, los pares de lotes son ocupados, ya sea por el mismo cultivo o por cultivos diferentes, respectivamente, que de este modo definen los dos conjuntos de vecindarios uniformes y disímiles (11 pares de cada uno). En cada par de lotes, sobre dos transectas se colocaron los puntos de muestreo en siete posiciones. La primera posición de muestreo correspondió al alambrado separando ambos lotes. Las restantes posiciones de muestreo dentro de los lotes adyacentes fueron colocados a distancias crecientes desde el alambrado (borde: 4 m, cabecera: 20 m, y el interior: 100 m). La decisión de muestrear en estas tres posiciones dentro del cultivo se basa en la observación de estudios anteriores, en los que la riqueza de especies de plantas disminuyen a partir del alambrado hacia el interior de campo, en respuesta a las diferentes condiciones ambientales que prevalecen en alambrados, bordes y centros de campos (Poggio *et al.* 2013).

Los artrópodos fueron capturados mediante trampas de caída (8 cm de diámetro, 12 cm de profundidad), las que fueron enterradas a nivel del suelo. Las trampas se llenaron a continuación con 200 mL de una solución de propilenglicol y agua (relación 1:3), y se añadió detergente para reducir la tensión superficial. Dos trampas por cada estación de muestreo fueron colocadas en cada lote del par. Las trampas estuvieron activas durante siete días consecutivos durante cada fecha de muestreo (noviembre de 2009, enero de 2010, marzo de 2010, enero de 2011 y febrero de 2011). La determinación taxonómica de los artrópodos se realizó a nivel de orden en todos los casos y al nivel taxonómico de mayor detalle que fue posible (es decir, familia, género o especie). Los especímenes que no pudieron ser identificados se asignaron a diferentes morfo-especies.

La riqueza de especies de artrópodos se expresó como la media del número de especies en cada posición de muestreo. La abundancia de artrópodos también fue registrada. A continuación, las especies de artrópodos se clasificaron en gremios tróficos según los rasgos generales que reflejan atributos funcionales asociados principalmente con la adquisición de recursos, hábitos y preferencias alimentarias, determinados a través de las características anatómicas e información proveniente de bibliografía (Imms *et al.* 1984; Borror y DeLong 2004). Los insectos fitófagos se subdividieron en masticadores de hoja, chupadores de savia y depredadores de polen o semillas, los grupos restantes fueron asignados a depredadores (carnívoros), avispas parasitoides, detritívoros/fungívoros y ácaros. La diversidad de artrópodos se caracterizó con el índice de Shannon modificado (\exp^H , siendo H' el índice de diversidad de Shannon), calculado a partir de las proporciones de morfo-especies depredadoras dentro del gremio de depredadores, esta diversidad (diversidad de depredadores) refleja la redundancia dentro del gremio. Se focalizó en la redundancia dentro del gremio de depredadores debido al interés que este grupo presenta, principalmente debido a su capacidad como regulador de poblaciones de plagas (Landis *et al.* 2000; Isaacs *et al.* 2009; Finke y Snyder 2010).

Las plantas también fueron relevadas en cada par de lotes en las mismas posiciones de muestreo donde se capturaron los artrópodos epigeos. En los alambrados, se realizaron relevamientos de plantas dentro de una franja de 1 metro de ancho por 100 metros de largo debajo de las líneas de alambrados. Esta longitud de la muestra se determinó mediante el uso de una curva de acumulación de especies sobre la base de muestras de longitud creciente de acuerdo con la potencia de dos serie entre 1 y 128 m. (Poggio *et al.* 2010, 2013). La vegetación en los alambrados fue principalmente herbácea, con pequeños arbustos rara vez presentes. Las plantas a cada lado del alambrado, en bordes y cabeceras fueron relevados, respectivamente, a lo largo de dos líneas paralelas (2 m de ancho por 50 m de largo) ubicadas a 4 m y 20 m del alambrado, mientras que los centros del lote se relevaron a 100 metros del alambrado. Los relevamientos de plantas se limitaron a las áreas con una cobertura del cultivo homogénea y excluyendo las posiciones topográficas bajas. La riqueza de especies de plantas se expresó como la media del número de especies en cada posición de muestreo.

4.2.3 Heterogeneidad del paisaje

La complejidad del paisaje se caracterizó a través de la evaluación de la heterogeneidad espacial de los tipos de cobertura del terreno alrededor de cada par de lotes. La caracterización se realizó mediante el índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI) obtenido a partir de imágenes de satélite, como se describe en Guerschman *et al.* (2003). Se identificaron siete clases de cobertura del terreno que incluyen distintos cultivos anuales soja, maíz y el doble cultivo trigo/ soja, como áreas de tierras de cultivo, las demás clases de cobertura fueron: arboledas, edificios y construcciones rurales, recursos forrajeros, y áreas ribereñas (estanques, orillas de arroyos y humedales). La clasificación se basa en cuatro imágenes satelitales (LANDSAT 7 ETM+, path 226 row 84), correspondiente a la primavera, principio y fin de verano, y principio de otoño. Estos cuatro períodos permiten la discriminación de las diferentes clases de cobertura de acuerdo a las firmas espectrales derivadas de las estimaciones de NDVI. Las escenas correspondientes a diciembre, febrero y marzo fueron co-registradas a la imagen de octubre utilizando no menos de 30 puntos de control para cada tipo de cobertura, distribuidos por toda la escena. En todos los casos, se utilizó el método del vecino más cercano.

El área de cada tipo de cobertura del suelo se calculó dentro de un círculo de 500 m de diámetro (19,6 ha; Dauber *et al.* 2005) alrededor de cada par de lotes muestreado (ESRI 2008). Maisonhaute *et al.* (2010) mostraron que la estructura del paisaje es un factor importante del ensamble de coleópteros epigeos, con aportes muchos mayores que cualquiera de las prácticas agrícolas o del entorno local. Estos hallazgos sugieren que en los paisajes agrícolas estudiados, las comunidades de escarabajos depredadores respondieron fuertemente a las variables que actúan a escalas mayores (200 y 500 metros de radio). También debe tenerse en cuenta que otros estudios similares igualmente encontraron una influencia de la estructura del paisaje sobre las comunidades epigeas a escalas similares (Weibull *et al.* 2003: 400 m × 400 m; Aviron *et al.* 2005: 500 m × 500 m; Dauber *et al.* 2005: 250 m de radio). Luego, la densidad del alambrado ($m\ ha^{-1}$) y la diversidad de hábitats ($\exp H'$) se calcularon como medidas directas de la complejidad del paisaje dentro de cada círculo. La densidad de alambrados se obtuvo dividiendo la longitud total de alambrados por el área dentro del

círculo de 500 m. de diámetro. El índice de diversidad de Shannon modificado se calcula a partir del área proporcional ocupada por los siete tipos de cobertura del suelo en cada círculo. La medida de densidad del alambrado refleja la longitud de la red de alambrados delimitando parches ocupados con cultivos anuales, mientras que también puede reflejar un aumento en la heterogeneidad del territorio. Por lo tanto, valores bajos de densidad de alambrados pueden reflejar el aumento de la superficie cultivada debido a la eliminación de estos hábitats no-cultivados (Poggio *et al.* 2010).

4.2.4 Análisis estadísticos

Los cambios en los patrones de riqueza de especies de artrópodos epigeos entre las diferentes posiciones dentro del lote se compararon mediante el uso de un procedimiento de rarefacción basado en las muestras, donde se establecen a los individuos como las muestras y las curvas se calculan mediante el uso del estimador Mao Tau (Colwell *et al.* 2004). La significación de las diferencias observadas en la riqueza de especies de artrópodos entre las posiciones del campo ($P < 0,05$) se evaluó mediante la comparación de las curvas de rarefacción y sus intervalos de confianza del 95% asociados. La estimación de la riqueza de artrópodos epigeos se calculó utilizando el estimador de cobertura basado en la abundancia (ACE).

Las contribuciones relativas a la diversidad y abundancia de artrópodos de los factores explicativos en las diferentes escalas de heterogeneidad espacial fueron analizadas con modelos lineales de efectos mixtos (Pinheiro y Bates 2000). Los modelos mixtos, que dan cuenta de los errores que no son independientes, debido a la naturaleza jerárquica anidada del diseño experimental, se utilizaron para probar los efectos de un conjunto de rasgos dentro del nivel de lote (local), el vecindario y el uso de la tierra en el mosaico agrícola. El par y las parcelas de muestreo dentro de cada par se incluyeron como variables aleatorias en los modelos de efectos mixtos para tener en cuenta el diseño de muestreos apareado. Seis factores se incluyeron en el modelo como variables explicativas fijas en cada escala espacial. A escala del lote, en lo sucesivo referido como sitio, los efectos fijos fueron las posiciones de muestreo dentro del cultivo (alambrado, borde, cabecera, e interior), el tipo de cultivo (soja, maíz y trigo/soja), y la riqueza de especies de plantas. Para, la heterogeneidad del par y el uso de la tierra en el mosaico, en adelante indicados como vecindario y paisaje, respectivamente, se utilizaron: el vecindario (uniforme o disímil), la densidad del alambrado (baja o alta), y la diversidad de hábitats (\exp^H usos de la tierra en el área de 500 m de diámetro que rodea al par de lotes focales) se incluyeron en el modelo como variables de efectos fijos. Los dos niveles de densidad del alambrado se obtuvieron mediante el uso de la mediana como punto de separación de cada grupo. Una rutina de simplificación del modelo se aplicó mediante la eliminación en primer instancia de los términos de interacción no significativos (test F , $P > 0,05$). Los principales efectos no significativos fueron posteriormente retirados sólo cuando no estaban involucrados en una interacción significativa (Crawley 2007). Dado que los modelos lineales de efectos mixtos se aplicaron a cada parcela de forma individual, los puntos de muestreo en el alambrado fueron duplicados debido a que cada par de lotes compartían un alambrado en común. La variabilidad de los estimadores del modelo debido a los efectos de la duplicación de las muestras del alambrado se probó utilizando diferentes sub-conjuntos, con muestras tomadas al azar del conjunto de datos completos. Esta prueba indica que los estimadores del modelo tienen una baja variabilidad al ser utilizados diferentes sub-conjuntos de los

datos completos. Las medias se compararon mediante el uso de intervalos de confianza (IC del 95%). Todos los análisis se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011). Los modelos lineales de efectos mixtos se ajustaron utilizando la función 'lme' (método REML) en el paquete 'nlme'.

4.3 Resultados

Un total de 190 morfo-especies se identificaron a partir de los 34.200 ejemplares de artrópodos capturados. Las morfo-especies fueron clasificadas en 12 órdenes taxonómicos (Tabla Suplementaria 2, Apéndice). La mayoría de los individuos pertenecían a los colémbolos (57% del total de los individuos capturados) y Acarina (21%), seguido de Hymenoptera (8%, 16 morfo-especies), Araneae (4%, 10 morfo-especies), y Coleoptera (3%, 60 morfo-especies). Formicidae fue la familia más representativa de Hymenoptera (95%). Para Araneae, las familias más representativas fueron Lycosidae (77%) y Linyphiidae (16%). Meloidae (24%), Staphilinidae (12%), Nitidulidae (13%), y Carabidae (8%) fueron las familias más abundantes de coleópteros. La riqueza de especies total estimada para cada posición en el campo fue de 77% para los alambrados, el 90% para los bordes de campo, el 98% para la cabecera, y el 74% para el interior del campo. Estos datos indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para incluir la mayor parte de la fauna de artrópodos que se encuentra en el mosaico de usos de la tierra bajo estudio.

Tabla 4.1 Valores F y niveles de significación de los modelos de efectos mixtos lineales testeados para los efectos de sitio (posición en el campo, riqueza de especies de plantas, tipo de cultivo), vecindario y paisaje (heterogeneidad del par, densidad de alambrados, y diversidad de hábitats) para la riqueza y abundancia de artrópodos epigeos. Nivel de significancia ($P < 0.05$): ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$.

Fuente	Riqueza de especies			Abundancia			Riqueza de plantas		
	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>Paisaje</i>									
Diversidad de hábitats	-	ns		1, 20	7,95	***	-	ns	
Densidad de alambrados	1, 20	17,15	**	-	ns		-	ns	
<i>Vecindario</i>									
Heterogeneidad del par	1, 42	6,62	**	-	ns		-	ns	
<i>Sitio</i>									
Posición	3, 40	118,30	***	3, 40	11,47	***	3, 40	14,44	
Cultivo	2, 121	5,03	**	2, 121	57,08	***	2, 121	1,46	ns
Riqueza de plantas	1, 86	6,92	***	1, 86	2,06	**	-	-	
Posición * Cultivo	-	-		-	-		6, 25	2,44	**

4.3.1 Curvas de acumulación de especies

Los patrones de acumulación de especies de artrópodos difieren entre las cuatro posiciones en el campo. Las especies capturadas sólo una vez en cada posición del campo (es decir, especies únicas) fueron 44 en los alambrados (35% de 127 spp.), 31

especies en los bordes de campo (31% de 99 spp.), 23 especies en la cabecera (25% de 91 spp.) y 49 especies en los interiores de campo (49% de 94 spp.) de la riqueza total de especies observadas. La curva de acumulación correspondiente a los alambrados difiere, significativamente, respecto a las curvas de los bordes del campo, de la cabecera y del interior del campo, las cuales presentan una tasa de incremento similar en el número de especies por unidad de área (Figura 4.1). Por otro lado, la curva de acumulación de especies para los alambrados tiene un mayor incremento en el número de especies por unidad de área que las restantes posiciones.

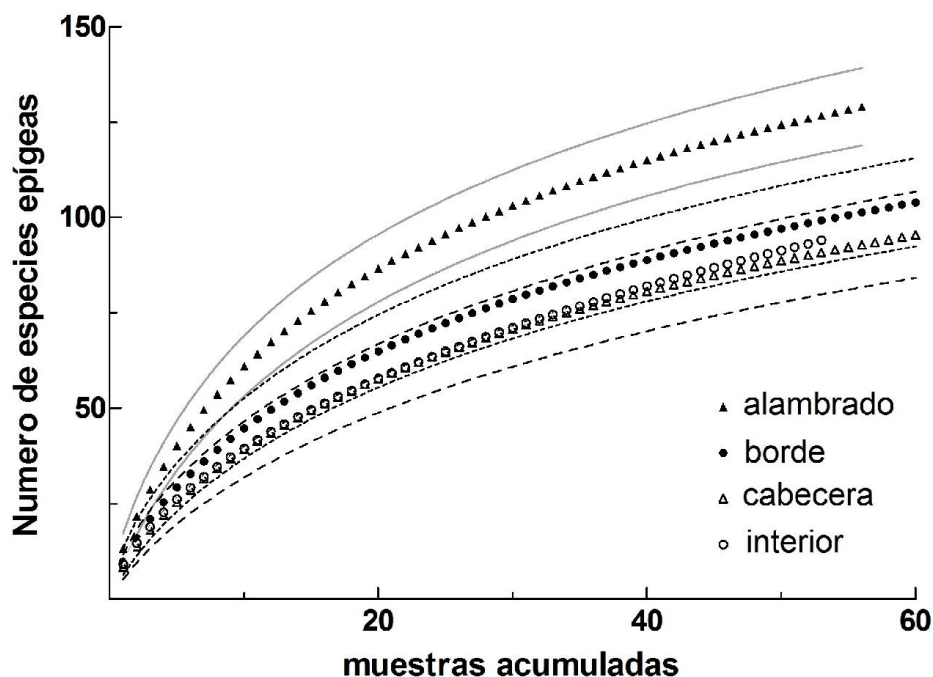


Figura 4.1 Curvas de acumulación de la riqueza de especies de artrópodos en diferentes posiciones del campo (alambrado $0,56 * \log(A) + 1,19$, $R^2 = 0,98$; borde $0,53 * \log(A) + 1,05$, $R^2 = 0,99$; cabecera $0,54 * \log(A) + 1,01$, $R^2 = 0,99$; e interior $0,54 * \log(A) + 1,03$, $R^2 = 0,99$). Línea gris continua indica los intervalos de confianza del 95% para el alambrado, y las líneas discontinuas para las posiciones dentro del cultivo.

4.3.2 Riqueza de especies de artrópodos epigeos

La riqueza de especies de las comunidades de artrópodos fue influenciada por la posición de campo, el tipo de cultivo, y la riqueza de plantas a escala local (sitio). A su vez, la influencia de la heterogeneidad del vecindario y la densidad del alambrado fue significativa, en la escala de vecindario y de paisaje respectivamente (Tabla 4.1). No hubo interacciones significativas entre los factores incluidos en los modelos ($P > 0,10$). Los alambrados sostuvieron la mayor riqueza de especies de artrópodos en comparación a las posiciones dentro de los campos para los tres tipos de cultivo. De hecho, la riqueza de artrópodos se redujo significativamente desde los alambrados hacia el interior del cultivo (Figura 4.2 a). Por otra parte, la riqueza de artrópodos fue ligeramente menor en los cultivos de maíz ($8 \pm 0,6$ spp.) que a las obtenidas tanto en el cultivo de soja ($10 \pm$

0,5 spp.) y en el cultivo de trigo/soja ($11 \pm 0,5$ spp.), particularmente en las posiciones dentro del campo (véase la Figura 4.2 a). También cabe señalar que la riqueza de artrópodos fue mayor en los bordes de los campos cultivados con trigo/soja ($12 \pm 0,8$ spp.) en comparación tanto con los cultivos de maíz ($8 \pm 0,7$ spp.) como los de soja ($10 \pm 0,8$ spp.). En cuanto a los factores que operan a escala de vecindario y de paisaje, los vecindarios disímiles mantienen una mayor riqueza de artrópodos comparados con los vecindarios uniformes (Tabla 4.1; Figura 4.2 b). Sin embargo, la influencia de la densidad del alambrado en la riqueza de artrópodos epigeos tuvo un efecto más fuerte que la relativa a la heterogeneidad del vecindario (Figura 4.2 b). Por lo tanto, independientemente de la heterogeneidad del vecindario, disímil o uniforme, la riqueza de artrópodos se asoció positivamente con la densidad de alambrados (Fig. 4.2 b).

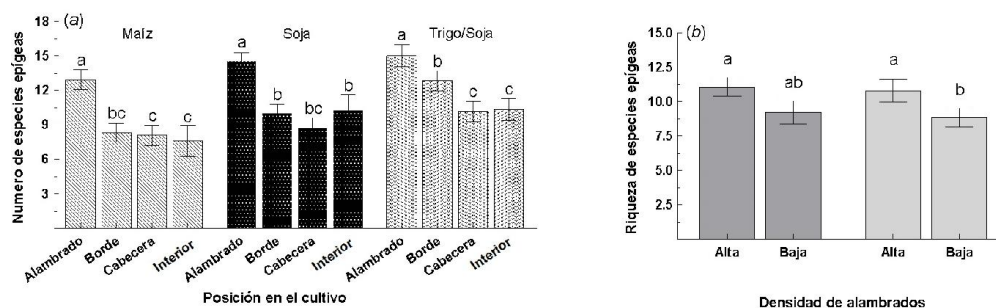


Fig. 4.2 (a) La riqueza media de especies de artrópodos epigeos (\pm SEM) para las diferentes posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera, e interior) dentro de los tres tipos de cultivo. (b) La riqueza media de artrópodos (\pm SEM) en vecindarios disímiles (barras de color gris oscuro) y uniformes (barras gris claro) con diferentes niveles de densidad de alambrados en el mosaico agrícola (alta y baja densidad, modelos lineales con efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

4.3.2 Abundancia de artrópodos epigeos

Los patrones de abundancia de artrópodos epigeos fueron similares a los observados para la riqueza de especies. En consecuencia, la abundancia de artrópodos tendió a disminuir a partir de los alambrados hacia el interior del campo (Figura 4.3). A escala local (sitio), los patrones de abundancia reflejan las influencias de la posición en el campo, el tipo de cultivo, y la riqueza de plantas. En la escala de paisaje la diversidad de hábitat fue el único factor significativo para la abundancia de artrópodos (Tabla 4.1). En general, la abundancia de artrópodos en los alambrados aumenta con la mayor diversidad de hábitats ($\exp H'$) en el paisaje ($r = 0,35$, $P = 0,0004$). Por otra parte, la abundancia de artrópodos fue mayor en los alambrados para todos los tipos de cultivos (127 ± 10 individuos). Así como fue observado para la riqueza de especies, la abundancia de artrópodos fue menor en maíz (87 ± 10) que los cultivos de soja (100 ± 10) y trigo/soja (120 ± 11). En este último caso, la abundancia de artrópodos en el alambrado (143 ± 11) y el borde del campo fueron más altas que en las demás posiciones (Figura 4.3).

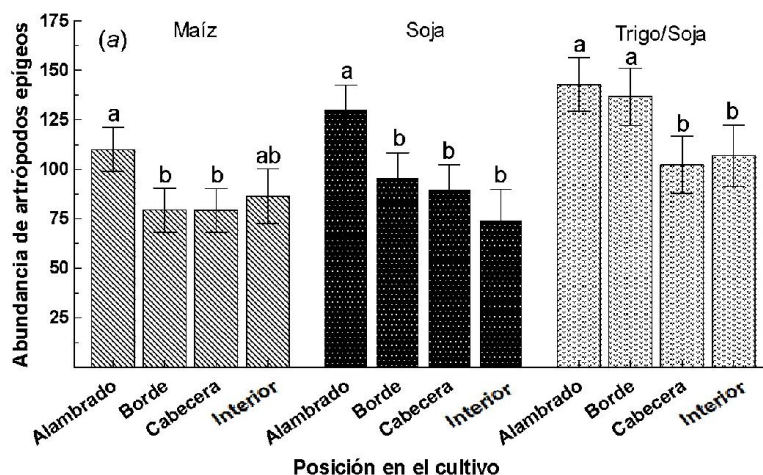


Figura 4.3 Abundancia media de artrópodos epigeos (\pm SEM) para las diferentes posiciones dentro del campo (alambrado, borde, cabecera e interior del campo) en los diferentes tipos de cultivos. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

4.3.3 Riqueza de especies de plantas

Los patrones de riqueza de especies de plantas (Tabla Suplementaria 3, Apéndice) se vieron afectados por la interacción entre la posición en el campo y el tipo de cultivo (Tabla 4.1). En general, la riqueza de especies de plantas tiende a ser mayor en los alambrados que en las posiciones dentro del lote, pero dichos patrones difirieron entre cultivos (Figura 4.4). Los cultivos de trigo/soja tuvieron la mayor diferencia en la riqueza de plantas entre los alambrados y las posiciones internas del cultivo. Dentro del cultivo, la riqueza de plantas fue mayor en soja y maíz que en trigo/soja (Figura 4.4). La diferencia en la riqueza de especies de plantas entre los alambrados y las posiciones dentro de los campos fue más amplia en cultivos de trigo/soja que en los restantes cultivos, donde las diferencias fueron menores.

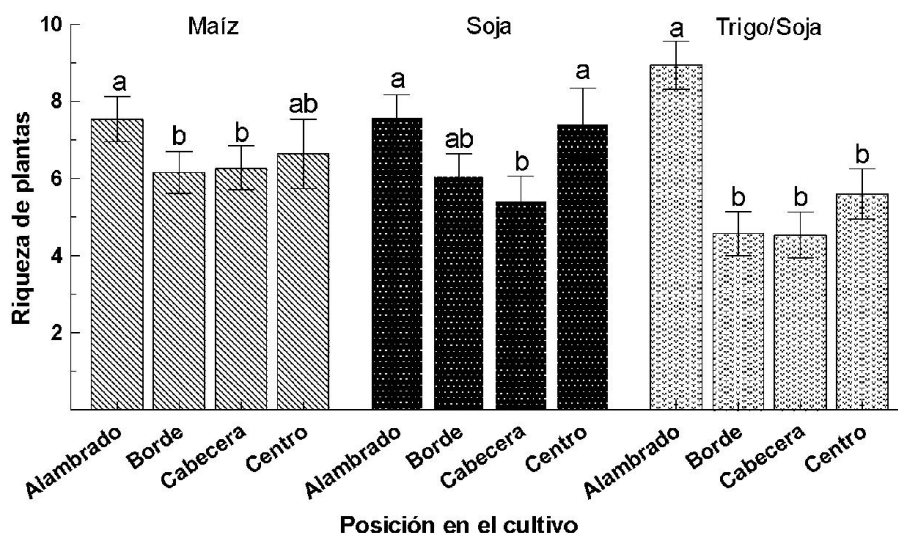


Figura 4.4 La media de la riqueza de especies de plantas (\pm SEM) para las posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera, y centro) en los diferentes tipos de cultivo. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

4.3.4 Diversidad de gremios de artrópodos epigeos

La riqueza de gremios de artrópodos se vio afectada por las interacciones entre la posición en el campo y el tipo de cultivo a escala local, y a la densidad de alambrados en la escala de paisaje (Tabla 4.2). Además, hubo un efecto significativo de la riqueza de especies de plantas sobre la riqueza de gremios de artrópodos. Los patrones de riqueza de gremios difieren notablemente entre los distintos tipos de cultivos (Figura 4.5 a). A pesar de que la riqueza de gremios fue más alta en los alambrados para todos los tipos de cultivos, en el cultivo de maíz disminuyó notablemente hacia el interior del campo, mientras que dicha disminución fue menos pronunciada en soja ($4,65 \pm 0,46$). En el doble cultivo de trigo/soja, por el contrario, la riqueza de gremios se mantuvo alta e invariable en todas las posiciones de campo ($5,42 \pm 0,18$, Figura 4.5 a). En cuanto a la interacción entre la posición en el campo y la densidad de alambrados, la riqueza de gremios en los alambrados fue superior en todas las posiciones dentro de los campos sólo cuando la densidad de alambrados era alta en la escala de paisaje (Figura 4.5 b). Por otro lado, cuando la densidad de alambrados en el paisaje es baja, la riqueza de gremios en el alambrado sólo difiere significativamente de la del interior del campo.

Tabla 4.2 Valores de F y niveles de significación de los modelos de efectos mixtos lineales ajustados para los efectos de sitio (posición en el campo, el tipo de cultivo, la riqueza de las plantas), vecindario y paisaje (heterogeneidad del par, densidad de alambrados, diversidad de hábitats) para la riqueza de gremios de artrópodos y la diversidad dentro del gremio de depredadores. Nivel de significancia ($P < 0.05$). ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$.

Fuente	Riqueza de gremios			Diversidad de depredadores		
	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i> value	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i> value
<i>Paisaje</i>						
Diversidad de hábitats (eH')	-	ns		-	ns	
Densidad de alambrados	1, 20	5,45	**	-	ns	
<i>Vecindario</i>						
Heterogeneidad del par	-	ns		-	ns	
<i>Sitio</i>						
Posición	3, 40	16,69	***	3, 40	11,21	***
Cultivo	2, 121	1,10	ns	2, 121	4,03	**
Riqueza de plantas	1, 86	2,24	**	1, 86	3,39	***
Posición * Cultivo	6, 25	4,56	**	-	-	
Posición * Densidad de alambrados	3, 170	3,55	**	-	-	

La diversidad del gremio de depredadores, que incluye principalmente arañas, carábidos y estafilínidos, se vio afectada sólo por factores locales (Tabla 4.2), es decir, la posición en el campo, el tipo de cultivo, y la riqueza de plantas, mientras que los efectos de las variables del paisaje no fueron significativas. La diversidad de depredadores fue la más alta en los alambrados ($2,9 \pm 0,29$; Figura 4.5 c), disminuyendo en la posición de borde ($2,8 \pm 0,30$) y de cabecera ($2,6 \pm 0,31$), y con ligeros aumentos en los interior del cultivo ($2,8 \pm 0,33$). En cuanto a las diferencias entre los tipos de cultivos, la diversidad de depredadores presentó un patrón similar a los observados en la riqueza y abundancia de artrópodos epigeos (Figura 4.2 a y 4.3). Por lo tanto, la diversidad de depredadores fue más alta en el doble cultivo de trigo/soja ($3,0 \pm 0,30$), intermedia en el cultivo de soja ($2,8 \pm 0,30$), y la más baja en el cultivo de maíz ($2,6 \pm 0,32$; Figura 4.5 c).

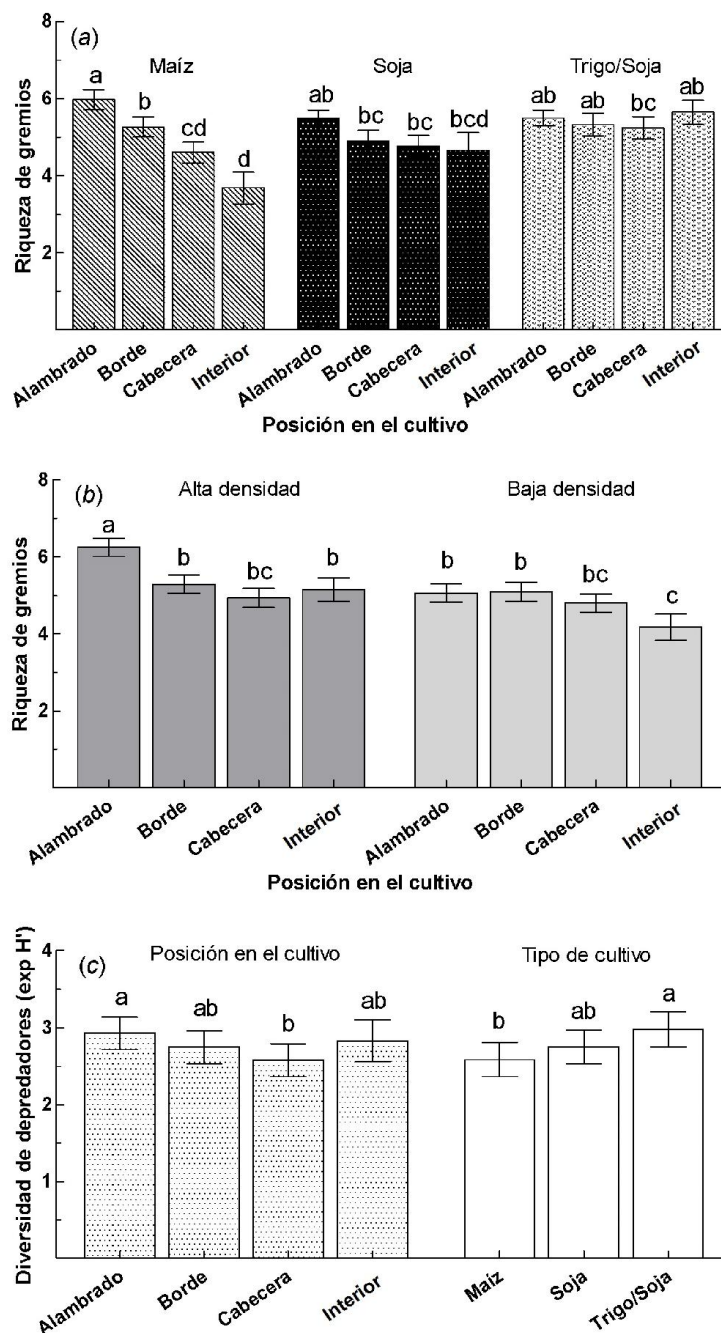


Figura 4.5 (a) La media en la riqueza de gremios de artrópodos (\pm DS) para las diferentes posiciones de campo (alambrado, borde, cabecera, e interior del campo) en los diferentes tipos de cultivo. (b) La riqueza media de gremios (\pm DS) para las posiciones de campo con alta densidad (barras de color gris oscuro) y baja densidad de alambrados (barras grises). (c) Índice de diversidad de depredadores (\pm DS) para las diferentes posiciones en el campo (alambrado, borde, cabecera e interior), en diferentes tipos de cultivo (modelos lineales con efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

4.4 Discusión

La importancia de los hábitats presentes en los alambrados para retener ensamblajes más diversos de artrópodos epigeos ha sido puesta en relieve por el enfoque jerárquico a escalas múltiples aplicado en este capítulo. Además, la heterogeneidad espacial del mosaico de cultivos también contribuye a sostener diferentes gremios de artrópodos que prestan servicios ecológicos en los ecosistemas agrícolas. Nuestro estudio va más allá de la evidencia previa sobre la relación entre la diversidad de artrópodos y heterogeneidad del paisaje, que ha sido ampliamente estudiado en Europa Occidental y América del Norte (Menalled *et al.* 1999; Marshall y Moonen 2002; Tschamtkke *et al.* 2005 a). Por el contrario, el mosaico de cultivos y las prácticas agrícolas en las Pampas son marcadamente diferentes de los que se encuentran en regiones agrícolas del hemisferio septentrional. Así, los paisajes pampeanos son más homogéneos, de grano más grueso, y espacialmente más extensos que los europeos debido a que, por ejemplo, los campos son de mayor tamaño (Poggio *et al.* 2010). La posición en el cultivo fue el mayor determinante de la diversidad de especies de artrópodos a escala local, debido a las condiciones ambientales contrastantes vigentes entre los alambrados y los campos adjuntos. A escala de paisaje, nuestros resultados indican que la densidad de alambrados contribuye a mantener una diversidad mayor en el ensamblaje de artrópodos en los mosaicos de cultivos mediante el suministro de hábitat y refugio (Landis *et al.* 2000). Además, una red de alambrados extensa puede ofrecer corredores para la dispersión, incrementando la conectividad entre áreas con condiciones ambientales diferentes (Marshall y Moonen 2002). En comparación con los otros factores estudiados aquí, la heterogeneidad del vecindario aumentó la riqueza de especies de artrópodos en una menor medida. La heterogeneidad de hábitats en los alambrados, así como su densidad en el paisaje, incrementan la riqueza y la abundancia de artrópodos epigeos benéficos (*i.e.* depredadores) y también modifican la variación de la riqueza de gremios desde los alambrados hacia el interior del campo cultivado (Figura 4.5 b).

La riqueza de artrópodos disminuyó desde el alambrado hacia el interior del campo. Curiosamente, este patrón decreciente fue similar entre los diferentes tipos de cultivo (Figura 4.2 a). La gran riqueza de especies y la abundancia observada en los alambrados pueden ser consecuencias, principalmente, de las condiciones más estables y las combinaciones de recursos más complejas en los alambrados en comparación a posiciones dentro del cultivo (Marshall y Moonen 2002). Por lo tanto, los hábitats asociados al alambrado ofrecerían una amplia variedad de micro-sitios para cumplir con las exigencias de desarrollo y de reproducción de los artrópodos, así como la disponibilidad de recursos, en niveles mayores y por periodos más prolongados que el ciclo de crecimiento de los cultivos (Landis *et al.* 2000). Además, la mayor cobertura vegetal del suelo, debida a las menores perturbaciones de los alambrados, puede reducir las fluctuaciones de temperatura diurna y disminuir las tasas de mortalidad de los artrópodos en las capas superiores del suelo (Pfiffner y Luka 2000). La identidad del cultivo tiene implicancias en la abundancia de artrópodos, principalmente por las diferencias en la dinámica de la cobertura vegetal del suelo y el manejo agronómico desde los bordes hacia el centro del campo. La baja cobertura vegetal y la menor intensidad del control de malezas en el maíz (Poggio *et al.* 2013) expondrían a los artrópodos a presiones más altas de depredación y de parasitismo (Costello y Altieri 1995). Por otra parte, el mayor tamaño de las plantas y el dosel más abierto del maíz ofrecen mayores ventajas para los depredadores de los niveles tróficos superiores. Por el

contrario, las mayores abundancias de artrópodos en los cultivos de trigo/soja se debería principalmente a la cobertura del dosel más denso del cultivo de trigo (Holt 1995; Poggio y Ghersa 2011), que no sólo reduce las tasas de depredación, sino que también proporciona un período de mayor cobertura del suelo cuando la soja es sembrada como cultivo de relevo. Los recursos acumulados en los residuos de trigo pueden durar todo el período de crecimiento del cultivo de soja, ofreciendo refugios, debido a los abundantes residuos del cultivo que cubren el suelo después de la cosecha (Caviglia *et al.* 2004).

En las escalas vecindario y paisaje, la densidad de alambrados tuvo la mayor influencia en la riqueza de artrópodos. Por otra parte, las diferencias en la riqueza de especies entre los vecindarios uniformes y disimiles fueron mayores cuando el paisaje era más heterogéneo, por lo tanto la diversidad de artrópodos tiende a aumentar cuando la densidad de alambrados es mayor en los vecindarios disimiles. El aumento de la densidad del alambrado puede conectar hábitats con condiciones ambientales más heterogéneas (Poggio *et al.* 2013), y al mismo tiempo, aumentar el área total de los hábitats menos perturbados. Además, la heterogeneidad del vecindario aumenta la riqueza de artrópodos en menor medida que la densidad de alambrados, la que disminuyó en los vecindarios uniformes. Por lo tanto, los mismos tipos de cultivos en un par comparten "conjuntos" similares de especies como resultado de las condiciones florísticas y ambientales similares. En los vecindarios disimiles, cada cultivo aporta conjuntos de especies con menor similitud, producto de la adición de especies especialistas y otras especies asociadas, por ejemplo, los consumidores secundarios de estas especies (Pfiffner y Wyss 2004; Tscharrntke *et al.* 2005 b). Un estudio anterior de la Pampa Ondulada indica que la riqueza de los artrópodos no herbívoros disminuyó a medida que el porcentaje de cobertura de la soja en el paisaje se incrementó (de la Fuente *et al.* 2010). La diversidad de hábitats tiene efectos importantes en la abundancia de artrópodos, debido principalmente a que las áreas cultivadas son generalmente ricas en recursos alimenticios para los herbívoros (principalmente especialistas), que pueden mantener poblaciones numerosas durante períodos cortos, y por tanto para sus depredadores y parasitoides (Rand *et al.* 2006).

La heterogeneidad en las escalas local y de paisaje fue clave para determinar la diversidad de artrópodos en los mosaicos de cultivos, donde la naturaleza efímera de los campos cultivados, permite que la estructura de la comunidad sea influenciada por la dispersión desde los hábitats no-cultivados en el contexto. La disponibilidad de un mosaico variado de hábitats para los artrópodos en el paisaje, que pueden funcionar como parches fuente, permite que los campos cultivados, perturbados regularmente, puedan volver a ser colonizados por dispersión de los organismos (Weibull y Östman 2003). La heterogeneidad y el tamaño del grano en los mosaicos del paisaje son determinantes importantes del tamaño de las poblaciones de artrópodos en las dos escalas, de campo (local) y en el paisaje. Además, la magnitud de los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de especies está directamente relacionada con la cantidad y la proximidad a los hábitats no-cultivados, junto a la capacidad de las especies para dispersarse (Elliot *et al.* 1998; Landis y Marino 1999). Se observó una mayor riqueza de artrópodos en los hábitats agrícolas lineales, como setos, a escala de campo y del paisaje en Europa Occidental (Burel *et al.* 1998; Weibull y Östman 2003) y Norteamérica (Menalled *et al.* 1999). Mientras que los estudios en estas regiones han explorado una amplia gama de la heterogeneidad del paisaje, se han llevado a cabo predominantemente en mosaicos de cultivo de grano fino, que se caracteriza por campos relativamente pequeños, y una alta densidad de setos. Esta complejidad estructural, sin

embargo, difiere notablemente de los extensos y homogéneos mosaicos de cultivos que caracterizan los paisajes Pampeanos (Poggio *et al.* 2010).

Los alambrados mantienen una alta riqueza de gremios, que disminuyen hacia el interior del campo. Sin embargo, los cultivos de trigo/soja fueron la excepción, allí la riqueza de gremios se mantuvo constante en las diferentes posiciones dentro del campo, lo que sugiere algún tipo de efecto del cultivo sobre la diversidad de gremios. La dinámica del canopeo y la densidad de siembra del cultivo tienen importantes implicancias en la proliferación de las poblaciones de artrópodos, debido a la disponibilidad de recursos y la interferencia en las interacciones tróficas (por ejemplo, la depredación, Bohan *et al.* 2007). Centrándose en la redundancia de depredadores, este gremio muestra un descenso no muy marcado desde el alambrado hacia el interior del campo, pudiendo estas disminuciones ser explicadas por la pérdida de consumidores secundarios, como resultado de la reducción en la disponibilidad de nichos en las condiciones más restrictivas dentro del cultivo (Moonen y Bàrberi 2008). La reducida diversidad de plantas también pudo haber influenciado dicho gremio, siendo un efecto de cascada que restringe el flujo de energía hacia niveles tróficos superiores (Cagnolo *et al.* 2002). A escala de paisaje, una alta densidad de alambrados tendrá un efecto positivo sobre la riqueza de gremios, con valores altos en los alambrados, en comparación a los paisajes con baja densidad de alambrados. Dentro del campo, en los paisajes simplificados, los valores en la riqueza de gremios declinan hacia el interior. El aumento de la diversidad de artrópodos en las posiciones próximas al límite del campo puede explicarse por efectos de borde (*spillover*) con la red de alambrados y con el paisaje circundante (Öckinger y Smith 2007). La conectividad de redes extensas de alambrados contribuye a mantener la diversidad de especies, a través de cambios en la composición florística, y actuando como corredores de dispersión (Marshall y Moonen 2002).

4.5 Conclusiones

En este capítulo se demostró que la riqueza y la abundancia de artrópodos se mantienen en niveles mayores en las posiciones más próximas al alambrado en comparación con las posiciones más internas del cultivo. Esto fue especialmente notorio en el doble cultivo de trigo/soja. Por lo tanto, los resultados sugieren que los efectos negativos, en particular los relacionados con la agricultura continua, son mitigados, en cierta medida, por la heterogeneidad espacial. La dinámica de disturbios del campo agrícola resulta en la necesidad de reestablecer las poblaciones de artrópodos desde el paisaje a través de la dispersión (Gabriel *et al.* 2010). En consecuencia, luego de un disturbio, algunas especies pueden persistir en los campos de cultivo a través de efectos de *spillover* (Pulliam y Danielson 1991). Los márgenes de los cultivos, pueden ser concebidos como "ecotonos" o "zonas de transición" entre los alambrados y los campos de cultivo adyacentes, se supone que recibirán el mismo manejo que el centro del campo. Sin embargo, los bordes y cabeceras del lote agrícola suelen recibir los regímenes de perturbaciones de mayor intensidad debido al tráfico de la maquinaria y la repetición de las prácticas agrícolas (Poggio *et al.* 2013). Los alambrados también pueden actuar como zonas de amortiguamiento en las variaciones del suministro de alimentos, además de ofrecer refugios (Landis *et al.* 2000).

Por otra parte, aunque los alambrados permanecen sin cultivar, la vegetación puede ser ocasionalmente perturbada por las prácticas agrícolas. Además, dado que por lo general los alambrados se extienden largas distancias a través del paisaje, las redes de

alambrados pueden comprender rangos más amplios de variación ambiental que las imperantes en los campos cultivados (Poggio *et al.* 2010). El hecho de que el vecindario disímil sostenga ensambles de artrópodos más diversos también implica que los mosaicos de cultivos podrían organizarse para mejorar la conectividad espacial entre los campos cultivados y la red de alambrados (Swift *et al.* 2004). Por lo tanto, el aumento de la heterogeneidad del paisaje, a través de la creación de redes de alambrados más densas y conectadas, junto con una mayor heterogeneidad de usos de la tierra, pueden incrementar tanto los efectos de *spillover*, como así también los efectos de “rescate”, manteniendo la capacidad de *resiliencia* y la provisión de servicios ecológicos a través de todo el paisaje (Moonen y Barberi 2008).

Capítulo

5

**La influencia de la heterogeneidad del
paisaje sobre el ensamble de parasitoides
de larvas minadoras de *Liriomyza
commelinae* (Diptera: Agromyzidae) en
Commelina erecta L.**

5.1 Introducción

Los servicios ecosistémicos proporcionan beneficios invaluable para los seres humanos, lo que tiene relevancia económica en la producción de alimentos (Loosey y Vaughan 2006; Klein *et al.* 2007). Servicios tales como el control biológico de plagas son el resultado de la compleja red de interacciones entre las especies de la comunidad. Por lo cual, la disminución de la diversidad de las redes tróficas impacta negativamente en el servicio prestado, aunque todavía no es claro en qué medida esta pérdida afecta la prestación de servicios ecosistémicos (Macfadyen *et al.* 2009). Muchos estudios sugieren que es necesario un número de especies considerable para mantener el funcionamiento de los ecosistemas, especialmente en los paisajes agrícolas altamente intensificados (Loreau *et al.* 2001; Tscharntke *et al.* 2005 b), posiblemente, debido a la disminución en la heterogeneidad del paisaje (Östman *et al.* 2001; Steffan-Dewenter y Westphal 2008; Fahrig *et al.* 2011). Los paisajes agrícolas con mayor diversidad de hábitats sostienen redes de interacción más complejas debido al mayor número de especies que interactúan. Persson *et al.* (1996) han señalado una relación positiva entre la diversidad de especies, potencialmente relacionada con la longitud de la red trófica, y la heterogeneidad del ambiente. En consecuencia, los paisajes más heterogéneos tendrían una diversidad mayor, con comunidades saturadas en las que las explosiones de plagas son menos probables (Thies *et al.* 2003; Rooney *et al.* 2006; Gagic *et al.* 2011, 2012). La influencia del contexto puede entenderse a partir de la relación entre la riqueza local y la regional (Srivastava 1999; Loreau 2000), donde el aumento proporcional corresponden a comunidades que no interactúan, mientras que las curvas saturadas son de comunidades que interactúan (Cornell y Lawton 1992).

La diversidad de artrópodos generalmente es mayor en paisajes heterogéneos (Östman *et al.* 2001; Rundlöf y Smith 2006; Clough *et al.* 2007), particularmente en aquellas áreas donde existe una alta dominancia de especies generalistas (Batáry *et al.* 2007). En muchas especies, el uso de los recursos no se restringe a un único hábitat, sino que utilizan alternativamente diferentes elementos del paisaje (Botero-Garcés y Isaacs 2004). Los individuos utilizan distintos hábitats para diferentes actividades (forrajeo, reproducción), o evitan ciertos hábitats. Los hábitats difieren en calidad (e.g., mixtura y abundancia de recursos, estacionalidad, etc.), o en su complejidad estructural, afectando así la permeabilidad del hábitat a la dispersión de los individuos. Por lo cual, estos patrones se mantienen determinísticamente por una mayor colonización de especies que se refugian en los hábitats no-cultivados (Kremen *et al.* 2007). En particular, el gremio trófico de parasitoides requiere néctar u otras fuentes de azúcar para cubrir sus necesidades energéticas, siendo muchas especies completamente dependientes de los azúcares para su mantenimiento. Estos recursos amplían el tiempo de vida del parasitoide, además de aumentar la fecundidad del parasitoide, el aumento de la esperanza de vida reproductiva y/o la aceleración de la tasa de maduración de los óvulos (Baggen y Gurr 1998; Schmale *et al.* 2001; Winkler *et al.* 2006). Por último, la alimentación de azúcar también afecta a la actividad global del parasitoide aumentando la severidad del control biológico de plagas (Wäckers 1994). Estos factores tienen un impacto acumulativo sobre la eficacia de parasitismo, lo que subraya el papel vital de la disponibilidad de alimentos e importancia de la heterogeneidad del paisaje.

Comúnmente los descriptores de la diversidad biológica, tales como la riqueza y la abundancia de las especies y los índices de diversidad (*i.e.*, Shannon, Simpson, etc.), se han utilizado para evaluar el impacto de las actividades antrópicas sobre las comunidades. Sin embargo, estos descriptores tienen la falencia de no detectar cambios

importantes en la estructura de la comunidad o en las interacciones entre especies (Tylianakis *et al.* 2007; Macfadyen *et al.* 2009). Por otra parte, estos descriptores no aportan información directa del funcionamiento de un ecosistema o de la prestación de servicios esenciales (Kremen 2005; Tschamntke *et al.* 2005 a). En este contexto, las redes tróficas proveen una poderosa herramienta para examinar comunidades complejas de especies que interactúan a través de los niveles tróficos, revelando los componentes funcionales de la diversidad (Willis y Memmott 2005; Macfadyen *et al.* 2009). La información sobre qué especie se alimenta de qué otra provee datos trazables sobre la diversidad, las interacciones inter-específicas, además de la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Dunne *et al.* 2002). Por ejemplo, en el caso del manejo de plagas, las redes tróficas revelan preferencias de las especies parasitoides por determinados huéspedes (Valladares y Salvo 1999).

Liriomyza commelinae (Frost) es una mosca especialista (Diptera: Agromyzidae), de origen neo-tropical, cuyos estados inmaduros se desarrollan en el interior de las hojas de la Flor de Santa Lucía (*Commelina erecta* L., Commelinaceae, Monocotyledoneae), una planta perenne ampliamente distribuida en el norte y centro del país (Sérsic *et al.* 2006). En el centro de Argentina, se han registrado 25 especies nativas de parasitoides asociadas a *L. commelinae*, de las cuales alrededor del 70% son generalistas, todos pertenecientes a familias del orden Hymenoptera (Salvo y Valladares 1998). Las larvas minadoras pueden presentar niveles de parasitismo de aproximadamente el 50% (Salvo 1996). Se reconoce que las especies parasitoides son más sensibles a los eventos estocásticos que sus anfitriones (herbívoro minador), debido a que su menor número poblacional y la dependencia de la abundancia de su hospedador (Kruess y Tschamntke 1994; Cronin 2004). En consecuencia, las especies de parasitoides especialistas o de baja frecuencia son propensas a tener un mayor riesgo de extinción local en paisajes homogeneizados (Cagnolo *et al.* 2009; Fenoglio 2009). El sistema altamente específico *C. erecta* – *L. commelinae* posee particularidades interesantes para el estudio de la complejidad de las redes de parasitoidismo, a través de la determinación de la riqueza de la comunidad de parasitoides y la cuantificación de sus interacciones. La cuantificación de las interacciones entre las especies de los niveles de la comunidad es una aproximación única, reflejando nuestro objeto de estudio sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades en diferentes circunstancias del paisaje.

En este capítulo se estudian los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la estructura del ensamble de parasitoides. Con tal propósito, se evalúa el sistema que comprende una planta de distribución irregular (*C. erecta*), un insecto minador de hojas especialista (*L. commelinae*) de dicha planta y la comunidad de parasitoides del insecto minador. Por otro lado, también se explorará si la heterogeneidad del paisaje afecta la frecuencia de asociaciones alterando las tasas de parasitismo. Esperando que la riqueza del ensamble de parasitoides de *L. commelinae* incremente hasta saturarse a medida que aumenta la heterogeneidad del paisaje (Figura 1.1 iv). Particularmente, se probarán las siguientes predicciones: (i) la riqueza del ensamble de parasitoides asociados con el minador (*L. commelinae*) aumenta con la heterogeneidad del paisaje; (ii) las larvas minadoras de plantas ubicadas en paisajes muy heterogéneos tienen una probabilidad mayor de mantener frecuencias mayores de asociación con los parasitoides que las larvas de plantas en paisajes más homogéneos, aumentando así los niveles de parasitismo, y (iii) las redes ecológicas de interacción adquieren mayor complejidad en los paisajes con mayor heterogeneidad.

5.2 Metodología

5.2.1 Área de estudio

El área de estudio ha sido caracterizada en el capítulo 2, sección 2.4.3 se seleccionaron 21 puntos distribuidos a través de toda la sub-región (Figura 5.1), analizando características de la estructura del paisaje para determinar diferentes niveles de heterogeneidad del paisaje, dicha caracterización se realizó siguiendo el protocolo informado en el capítulo 2, sección 2.4.5.

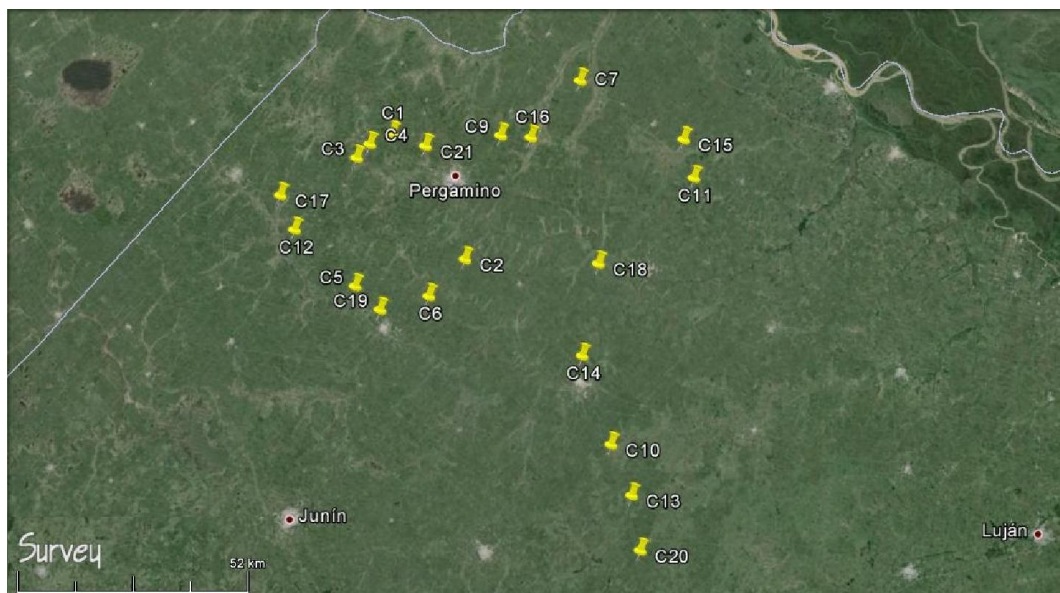


Figura 5.1 Noroeste de la Provincia de Buenos Aires, donde se distribuyeron los sitios de muestreo de las redes de asociación *L. commelinae* – ensamble de parasitoides.

5.2.2 Planta hospedante modelo

Se han observado incrementos en las poblaciones de *Commelina erecta* L. (flor de Santa Lucía; Vitta *et al.* 2004) como maleza en cultivos de soja y maíz bajo siembra directa dada su elevada tolerancia a glifosato (Papa y Pagnoni 2005). Es una herbácea perenne de origen neo-tropical (Cabrera y Zardini 1993). Tiene raíces fasciculadas y gruesas (Fenoglio 2009) y se reproduce a partir de semillas (cápsulas con dos lóculos dehiscentes y uno indehisciente) y de rizomas (Nisensohn *et al.* 2011). Presenta distribución en parches (Figura 5.2 a) ocurriendo su floración desde noviembre a abril (Sérsic *et al.* 2006). Esta ampliamente distribuida en el norte y centro de nuestro país.

A partir de una población de *C. erecta* (Mariano H. Alfonzo; 33°54'17,77"S - 60°50'38,57"O) se colectaron todos los especímenes para ser utilizados en los ensayos de interacciones minador/ parasitoide, esto se debió a fin de evitar la variabilidad en las condiciones ambientales de desarrollo y disminuir la variabilidad de genotipos (Fenoglio 2009). Luego, entre dos y tres plantas de *C. erecta* se trasplantaron en macetas (30 cm de diámetro x 25 cm de altura). Una parte de las plantas fue utilizada para criar al minador y obtener los adultos, mientras que la otra parte constituyó las unidades de muestreo instaladas en los ensayos a campo.

5.2.3 Insecto herbívoro modelo

Liriomyza commelinae (Figura 5.2 b) es un minador de hojas neo-tropical, oligófago, que se alimenta de plantas de los géneros *Commelina* y *Tradescantia* (Valladares 1984, Fenoglio 2009), ambos pertenecientes a la familia Commelinaceae. Los estados inmaduros de la especie viven y se alimentan dentro de las hojas, excavando galerías en el mesófilo (denominadas “minas”), dejando intacta la epidermis foliar. Por esta razón, estos insectos son denominados minadores de hojas. Fenoglio (2009) informa que en la región central de Argentina *L. commelinae* se desarrolla exclusivamente sobre hojas de *Commelina erecta*, ocurriendo todos sus estados inmaduros (tres estadios larvales y la pupa), en el interior de la hoja. Las minas de esta especie son fácilmente identificables (Figura 5.2 c), debido a su color blanquecino, siempre con formas lineales y caracterizadas además por puntos de color negro de las deyecciones larvales, que se depositan en los bordes de la mina (Fenoglio 2009).

El ciclo de vida de *L. commelinae* se completa en aproximadamente 12 días con temperaturas mayores a 25°C. En la región central de Argentina su presencia se observa a partir de noviembre, con tamaños poblacionales máximos en el transcurso del verano (febrero y marzo), declinando hacia mayo (Fenoglio 2009). Esta estacionalidad coincide con el periodo de crecimiento de *C. erecta* (Sércic *et al.* 2006), planta de la que el minador depende exclusivamente. En la región central de Argentina se ha observado que las plantas de *C. erecta* desaparecen con las primeras heladas, reapareciendo a finales de la primavera, a partir de semillas o de estolones que perduran bajo tierra (Fenoglio 2009).



Figura 5.2 (a) Parche de *Commelina erecta*, (b) Adultos y pupas de *Liriomyza commelinae*, y (c) Hojas de *C. erecta* minadas por larvas de *L. commelinae*.

Para la obtención de adultos de *L. commelinae* se colectaron hojas minadas de *C. erecta* en el predio de la Facultad de Agronomía (UBA), que se mantuvieron en bolsas de polietileno hasta la emergencia. Las moscas minadoras adultas se colocaron en una jaula entomológica (de alambre y voile 60 x 36 x 36 cm), junto a plantas de *C. erecta* para su desarrollo y favorecer la ovoposición. Los adultos obtenidos a partir de los huevos fueron incorporados en las jaulas de cría para el mantenimiento de la colonia de adultos. Luego, se expusieron varias macetas de *C. erecta* (25-30 macetas) a las moscas entre 25-40 adultos de *L. commelinae* durante aproximadamente 3 días para obtener las plantas infestadas. Este procedimiento se realizó simultáneamente en varias jaulas, para

obtener las plantas infestadas. Luego de 3 a 4 días, tiempo aproximado en que los huevos tardan en eclosionar, se contabilizó el número de hojas por plantas y las hojas minadas a fin de conocer la densidad de minadores obtenida para la maceta, previo a su utilización en el experimento.

5.2.4 Muestreo del complejo de parasitoides

Los experimentos se realizaron en 21 sitios agrícolas durante el mes de febrero de las campañas 2010/2011 y 2011/2012 (Figura 5.1), dejando cinco macetas infestadas en el borde del cultivo durante 7 a 10 días (tiempo aproximado del desarrollo larval en el mesófilo), luego de transcurrido dicho periodo las macetas fueron llevadas al laboratorio donde se contabilizó el número de hojas minadas por maceta y el número de hojas por planta. Las hojas minadas se cortaron y se colocaron en bolsas individuales de polietileno para la cría de los adultos (moscas y parasitoides), este ciclo duro alrededor de 10 a 12 días. Luego, utilizando un clave de parasitoides (Salvo, comunicación personal) se clasificaron los especímenes según su especie. Las variables que se cuantificaron fueron las siguientes: número de moscas adultas (minadores), número de parasitoides, riqueza del ensamble de parasitoides, porcentaje total de parasitismo. Se calculó la frecuencia de asociaciones entre la larva de *L. commelinae* y las especies parasíticas para cada sitio relevado y la constancia de cada especie entre sitios. Esta medida permite identificar las especies comunes y raras asociadas a un ambiente en particular. Se define la constancia como el porcentaje del total de sitios relevados en que estuvo presente determinada especie (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

5.2.5 Análisis estadísticos

Las contribuciones relativas a la diversidad del ensamble de parasitoides, la frecuencia de asociaciones, el porcentaje de minado, y el porcentaje de parasitoidismo fueron analizados con modelos de efectos mixtos lineales (Pinheiro y Bates 2000). Los modelos mixtos se utilizaron para probar los efectos de la heterogeneidad del paisaje. Estos modelos dan cuenta de la falta de independencia en los errores debido a la naturaleza jerárquica anidada del diseño de muestreo. Se utilizó una distribución binomial de los errores para el porcentaje de ataque de larvas en los análisis estadísticos. El año de muestreo y el sitio se incluyeron como variables aleatorias de los modelos de efectos mixtos para tener en cuenta el diseño de muestreo anidado. La heterogeneidad del paisaje se incluyó en el modelo como variable explicativa fija. Una rutina de simplificación del modelo se aplicó mediante la eliminación de primero los términos de interacción no significativas (test F , $P > 0,05$). Los principales efectos no significativos fueron posteriormente retirados sólo cuando no estaban involucrados en una interacción significativa (Crawley 2007). Todos los análisis se realizaron con el software R (R Development Core Team 2011). Los modelos de efectos mixtos lineales se ajustaron utilizando la función 'lme' (método REML) en el paquete 'nlme'. Las pruebas post-hoc de Tukey-HSD se aplicaron a las medias separadas con el paquete 'multcomp', y las redes de interacción fueron construidas y analizadas con el paquete 'bipartite'. Las pruebas estadísticas empleadas se especifican para cada experimento. En todos los casos se utilizó un nivel de significación de 0,05.

5.3 Resultados

Sobre un total de 2.682 adultos (de moscas y parasitoides) criados en laboratorio, el 23,1% (620 individuos) fueron parasitoides pertenecientes a tres familias del orden Hymenoptera (Eulophidae, Pteromalidae, y Figitidae). Las 17 especies de parasitoides detectadas produjeron tasas de parasitismo diferentes debido a la variabilidad en la frecuencia de la asociación con el minador, las especies *Chrysocharis fracilla* (Eulophidae), *sp 6* y *sp 7* fueron las más abundantes (Tabla 5.1).

Tabla 5.1 Lista de especies parasitoides asociadas a larvas de *L. commelinae*. Se indica la abundancia (N) y la constancia entre muestras.

Especie	Heterogeneidad del paisaje							
	I		II		III		IV	
	N	Constancia	N	Constancia	N	Constancia	N	Constancia
<i>Diglyphus websteri</i>	5	25	3	30	6	50	20	80
<i>Diglyphus pedicellus</i>	5	25	5	40	16	70	8	50
<i>Pteromalinae heteroschema</i>	7	50	3	30	6	60	5	40
<i>Sp 6</i>	36	75	14	70	13	60	24	70
<i>Chrysocharis fracilla</i>	30	60	15	40	35	90	31	100
<i>Halticoptera helioponi</i>	2	16	9	40	1	10	6	40
<i>Chrysocharis vonones</i>	2	15	0	0	1	10	5	40
<i>Sp 7</i>	6	35	17	40	18	60	30	100
<i>Proacrias xenodice</i>	2	15	2	20	4	20	6	50
<i>Sp 8</i>	4	15	4	30	8	40	5	30
<i>Sp 9</i>	4	15	8	40	3	30	8	30
<i>Eucolidae?</i>	17	60	2	10	17	50	22	90
<i>Sp 1</i>	10	25	7	30	3	30	10	40
<i>Sp 2</i>	2	15	2	20	8	60	6	40
<i>Sp 3</i>	3	25	8	50	3	30	4	40
<i>Sp 4</i>	3	25	4	40	7	60	14	70
<i>Sp 5</i>	2	15	8	60	7	40	9	80

La heterogeneidad del paisaje tuvo una influencia positiva sobre la riqueza del ensamble de especies parasíticas, junto a incrementos en la frecuencia de asociaciones y a la tasa de larvas de *L. commelinae* atacadas por parasitoides. La riqueza total de especies asociadas a *L. commelinae* para cada sitio fluctuó entre 3 y 12 especies, mostrando los valores más altos en sitios con la mayor heterogeneidad de paisaje (Tabla 5.2, Figura 5.3). A escala de sitio, el ensamble de parasitoides tuvo los mayores valores de riqueza promedio en los paisajes más heterogéneos (Figura 5.3), disminuyendo casi un 50% en paisajes homogéneos (paisajes I y II). El número de especies parasitoides que ocurren en los ensambles estuvieron fuertemente relacionados con la heterogeneidad del paisaje ($F_{3, 36} = 32,13$; $P < 0,0001$). Por otro lado, la frecuencia de asociaciones de las especies muestran los valores más altos en los paisajes más heterogéneos (paisajes III y IV; Figura 5.3; $F_{3, 36} = 15,2$; $P < 0,0001$) en comparación a los paisajes más homogéneos. En estos paisajes las frecuencias disminuyen considerablemente aunque son similares entre sí (Figura 5.3).

Tabla 5.2 Modelos lineal de efectos mixtos ajustados para la riqueza del ensamble de parasitoides, la frecuencia de asociaciones, el porcentaje de minado y el porcentaje de parasitismo en diferentes paisajes. Se utilizó a la heterogeneidad del paisaje como efecto fijo y el año/sitio como efectos al azar. Nivel de significancia ($P < 0.05$) ns no significativo, * $< 0,1$, ** $< 0,05$, *** $< 0,0001$.

Fuente	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Riqueza de parasitoides	3, 36	32,13	***
Frecuencia de interacciones	3, 36	15,2	***
% de minado	3, 36	-	ns
% de parasitismo	3, 36	13,81	***

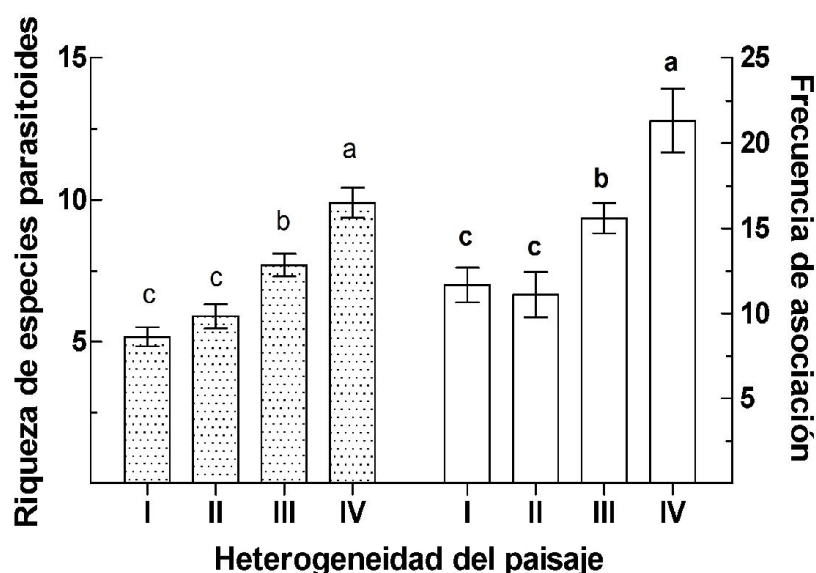


Figura 5.3 Riqueza media del ensamble de parasitoides a escala de sitio (eje izquierdo) y en la frecuencia de las asociaciones (eje derecho) para las diferentes heterogeneidades del paisaje ($I < II < III < IV$; Modelos lineales de efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

Los porcentajes de minado no mostraron diferencias significativas entre paisajes ($P = 0,7613$), pero cabe aclarar que este resultado era esperado ya que las plantas de *C. erecta* infestadas con el minador de hojas instaladas en los sitios experimentales mostraban valores de minado homogéneos entre sitios. La infestación por minadores que ocurrió en el campo durante el periodo de exposición no modificó los niveles iniciales. Por el contrario, los porcentajes de parasitismo a nivel de sitio fueron máximos en el paisaje más heterogéneo (paisaje IV $40,4 \pm 2,65$ %, $F_{3, 36} = 13,81$; $P < 0,0001$; Figura 5.4), disminuyendo en el paisaje III ($30,8 \pm 1,56$ %), y mostrando los

menores valores en los sitios inmersos en los paisajes menos heterogéneos (paisajes I y II, $24,1 \pm 1,80 \%$ y $24,6 \pm 2,44 \%$ respectivamente).

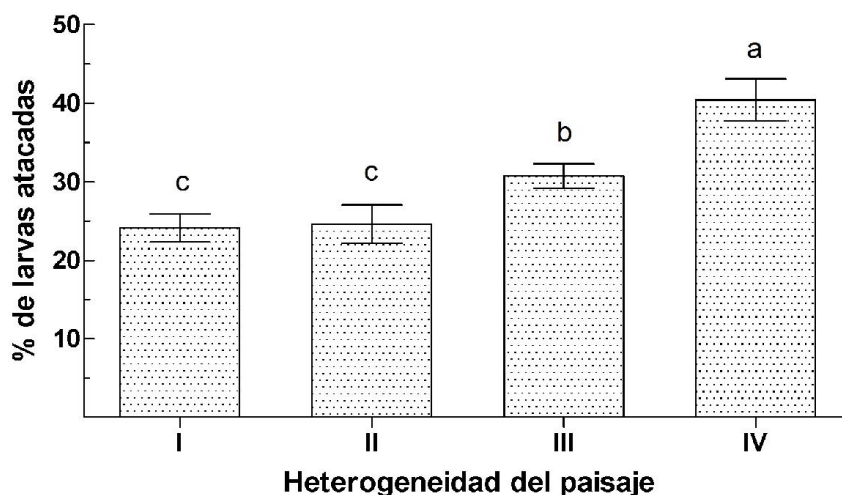


Figura 5.4 Porcentaje promedio de parasitismo sobre larvas de *L. commelinae* para las diferentes heterogeneidades del paisaje (I < II < III < IV; Modelos lineales de efectos mixtos). Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

A escala de paisaje, se conformaron las redes de interacción cuantitativas con los datos recolectados durante dos campañas sucesivas. Las redes de interacción para los diferentes paisajes mostraron una composición similar en el ensamble de parasitoides asociados a *L. commelinae*. Las redes incluyeron el total de especies encontradas en el estudio (17 spp.), a excepción de la red de interacción del paisaje II, donde una especie parasítica estuvo ausente (*Chrysocharis vonones*, Eulophidae). La heterogeneidad del paisaje no afectó significativamente la diversidad de parasitoides aunque a medida que la heterogeneidad disminuye, la diversidad disminuye desde el paisaje IV (13,5 spp.) hacia el paisaje I (10,1 spp.), con valores intermedios en los paisajes III (12,1 spp.) y II (12,8 spp.). Por otro lado, se observan cambios importantes en la dominancia de las interacciones. Los paisajes con mayor heterogeneidad mostraron una equitatividad mayor en el valor de interacción de cada asociación en particular (Figura 5.5). Las redes de los paisajes IV y II mostraron los valores de equitatividad mayores (0,92 para ambas), aunque la frecuencia de las asociaciones de algunas especies particulares (*Diglyphus websteri*, Eucolidae?) fueron menores en el paisaje II. La equitatividad (0,88) tuvo un valor medio en el paisaje III. Cuando el paisaje es menos heterogéneo (paisaje I: 0,82), ocurren cambios en la frecuencia de interacciones que determina que unas pocas especies (*sp 6* y *Chrysocharis fracilla*) tengan mayor probabilidad de interacción, por lo tanto aumentando la dominancia (Figura 5.5 I).

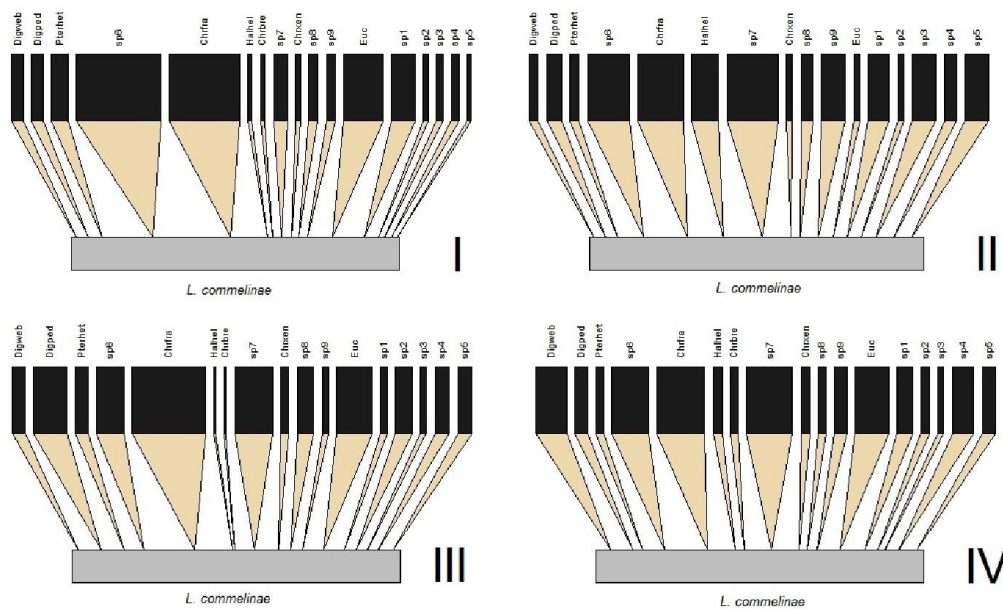


Figura 5.5 Redes de interacción entre *L. commelinae* – ensamble de parasitoides en los diferentes paisaje, para la construcción se acumularon las interacciones registradas en los diferentes años (la heterogeneidad aumenta desde I hacia IV). Digweb: *Diglyphus websteri*, Digped: *Diglyphus pedicellus*, Pterhet: *Pteromalidae heteroschema*, Chrfr: *Chysocharis fracilla*, Halhel: *Halticoptera helioponi*, Chrbr: *Ch. Vonones*, Chrxe: *P. xenodice* y Euc: *Euclididae*?

5.4 Discusión

Los resultados presentados en este capítulo muestran que la heterogeneidad del paisaje tiene efectos positivos sobre la riqueza del ensamble de especies parasitoides que ataca a las larvas de *L. commelinae*, lo que tiene consecuencias positivas en las frecuencias de asociaciones minador-parasitoides y las tasas de parasitismo. A escala de sitio, los ensambles de parasitoides mantuvieron una mayor riqueza de especies en los paisajes con alta heterogeneidad del paisaje, representando incrementos de casi el 50%. En la escala de paisaje, la diversidad de las especies parasíticas, así como su equitatividad en la red de interacciones, tuvo una estructura más compleja en paisajes con alta heterogeneidad en el uso de la tierra.

5.4.1 La homogeneización del paisaje disminuye la riqueza del ensamble parasítico de *L. commelinae*

A medida que la heterogeneidad del paisaje disminuye, el número de especies asociadas a *L. commelinae* disminuyó. Este efecto estaría asociado a los caracteres propios de las especies parasíticas, las cuales dependen no sólo de sus huéspedes, sino también de las fuentes adicionales de recursos para satisfacer sus necesidades de desarrollo y reproducción (Bianchi y Wäckers 2008). La literatura sustenta que muchos parasitoides adultos son completamente dependientes de azúcares para su mantenimiento. Telenga (1958) y van Emden (1962) encontraron que los parasitoides

son más activos en hábitats en los cuales las flores están en floración comparadas a hábitats cercanos sin flores. En paisajes agrícolas simplificados, la diversidad en el uso de la tierra está ampliamente homogeneizada y con manejos agrícolas estandarizados, estos factores tienen importantes consecuencias negativas sobre la vegetación espontánea en el entorno (de la Fuente *et al.* 2010; Poggio *et al.* 2010, 2013). Estos estudios en la región han demostrado una disminución a escala local, así como a escala de paisaje, en la riqueza de especies de plantas en relación con la heterogeneidad del paisaje. Los paisajes más heterogéneos presentan valores altos de riqueza y de recambio de especies entre sitios en comunidades de plantas (Poggio *et al.* 2010). Estas características proveen a los parasitoides de una combinación de recursos más amplia y con una distribución espacial más compleja que los paisajes homogéneos (Andow 1991; Landis *et al.* 2000; Isaacs *et al.* 2009). Por otra parte, Fenoglio (2009) encontró que el aislamiento de los parches no afectó la riqueza del ensamble de especies parasitoides de *L. commelinae*. Sin embargo, unas pocas especies del ensamble parasítico fueron capaces de dispersarse desde un hábitat fuente, por lo cual son de importancia las capacidades específicas de dispersión. En cambio, en parches naturalmente establecidos la riqueza del ensamble parasítico de *L. commelinae* disminuyó al aumentar el aislamiento de los parches (Fenoglio 2009).

5.4.2 La frecuencia de la asociación *L. commelinae* – parasitoides se incrementa con la heterogeneidad del paisaje

La frecuencia de las asociaciones (abundancia de las interacciones) fue mayor en los sitios inmersos en paisajes heterogéneos, mientras que disminuyó en los sitios localizados en los paisajes homogeneizados. Los valores medios en las frecuencias de asociación en el paisaje más heterogéneo (paisaje IV) sobrepasaron en un 53% a los sitios más homogéneos (paisajes I y II). Estudios anteriores (Freeman Long *et al.* 1998; Wäckers y Steppuhn 2003) han demostrado que existe agregación de parasitoides en los márgenes de cultivos sembrados con flores. Sin embargo, no es claro si dicha agregación es consecuencia de la prolongada longevidad de los insectos como resultado de la alimentación regular en fuentes de néctar (Dyer y Landis 1996; Wäckers 2001; Lee *et al.* 2004), o debido a la atracción de los parasitoides del vecindario por los márgenes con flores. Bianchi y Wäckers (2008) sugieren que ambos procesos contribuyen al fenómeno de agregación. La atracción de los parasitoides provenientes del campo cultivado hacia los márgenes no-cultivados puede resultar en un agotamiento de los enemigos naturales locales en el interior de campo, liberando a los insectos herbívoros del control biológico (Bianchi y Wäckers 2008). Sin embargo, el proceso de longevidad prolongada permite a los parasitoides tengan mayor descendencia. Este aumento en la abundancia poblacional contribuye con individuos que se dispersan hacia el interior del cultivo en búsqueda de huéspedes, mitigando así los efectos del movimiento de los parasitoides que son atraídos hacia el borde (Bianchi y Wäckers 2008). A su vez, una disponibilidad de recursos distribuida espacialmente (heterogeneidad de hábitats) posibilita que los aumentos en la abundancia de parasitoides adquiera un patrón de distribución uniforme en el espacio. El patrón uniforme en el espacio incrementaría la probabilidad de encuentro, y ataque en consecuencia, entre los parasitoides y su huésped (Holland *et al.* 1999; Bàrberi *et al.* 2010). Este aumento de las probabilidades de encuentro tiene consecuencias sobre la frecuencia de las asociaciones, por lo cual los sitios ubicados en paisajes más heterogéneos presentan una mayor frecuencia de asociaciones (Figura 5.3). El

incremento en la frecuencia de asociación es debido a la heterogeneidad del paisaje que afecta de manera positiva las abundancias poblacionales. El arreglo espacial irregular en los paisajes más heterogéneos incrementa la densidad de borde y la proporción del área ocupada por hábitats perennes (Poggio 2007; de la Fuente 2010; Weyland 2011). Estos hábitats no-cultivados, distribuidos en el paisaje de manera uniforme, sirven como islas de recursos adicionales, como por ejemplo néctar y polen (Bianchi y Wäckers 2008) debido a su composición florística y estabilidad mayor en comparación a los lotes agrícolas.

5.4.3 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la regulación de *L. commelinae*

Como resultado de la mayor frecuencia de interacciones en los sitios inmersos en los paisajes más heterogéneos, el porcentaje de larvas de *L. commelinae* atacadas por parasitoides es mayor en comparación a los paisajes menos heterogéneos (Figura 5.4). La disminución en los paisajes menos heterogéneos representa aproximadamente un 58% menor de control biológico sobre la población del minador, la cual mantiene valores de minado similares entre los diferentes paisajes estudiados (aproximadamente 30% de minado). Estos resultados sugieren que el mantenimiento de ensamblajes de parasitoides más ricos en especies, como también de poblaciones más abundantes, como consecuencias de la disponibilidad de recursos adicionales, por ejemplo, azúcares en los hábitats vecinos, afectan de manera positiva el servicio ecosistémico de control biológico (Andow 1991; Landis *et al.* 2000; Bianchi y Wäckers 2008). La mayor diversidad de hábitats en los paisajes heterogéneos afecta los patrones de distribución de las especies de parasitoides, además de afectar positivamente el *fitness* de esas especies a través de los recursos disponibles (alimenticios principalmente; Tylianakis *et al.* 2007; Bianchi y Wäckers 2008). Estos efectos redundan en mayores niveles de control biológico del herbívoro, en los sitios que se encuentran en paisajes con arreglos espaciales en el uso de la tierra más irregular. En contraposición, Macfadyen *et al.* (2009), a pesar de encontrar diferencias en la estructura de las redes tróficas en granjas orgánicas y convencionales, las tasas de parasitoidismo en esos paisajes no mostraron diferencias entre sí. Thies y Tscharntke (1999) revelaron que el parasitismo fue mayor en paisajes estructuralmente complejos, con niveles de daño sobre el cultivo menores en comparación a paisajes simplificados con altos porcentajes de uso agrícola. Para otros servicios ecosistémicos, como por ejemplo el servicio de polinización, la calidad del paisaje agrícola para los insectos visitantes de flores parece estar determinada por la calidad y cantidad de los hábitats no-cultivados (Kleijn y van Langevelde 2006). Los datos expuestos en este capítulo proporcionan fuerte evidencia de los efectos positivos de la heterogeneidad del paisaje sobre las poblaciones de enemigos naturales, las cuales se dispersan a los campos cultivados vecinos, atacando a los insectos plaga, y contribuyendo de manera significativa a la reducción de las poblaciones de herbívoros (Thies y Tscharntke 1999).

5.4.4 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la red de interacciones parasíticas

Las redes de interacción a nivel de paisajes presentaron una alta similitud en el ensamblaje de parasitoides, aunque las diferencias distintivas ocurren en las frecuencias de asociaciones de las especies parasíticas en relación con el paisaje. En los paisajes con mayor heterogeneidad en el uso de la tierra (paisaje IV), la dominancia es baja, por lo tanto las frecuencias de interacciones están proporcionalmente diseminadas entre las

especies que integran el ensamble de parasitoides asociados a *L. commelinae* (Figura 5.5). Por otro lado, en los paisajes más homogéneos en el uso de la tierra la dominancia aumenta, lo cual significa que algunas especies (dos en este caso, *sp6* y *Chysocharis fracula*; Figura 5.5) dominan la frecuencia de interacciones, sugiriendo que existe mayor probabilidad de que esas especies dominantes sean las que intervienen en las interacción con *L. commelinae*. Es interesante remarcar que los atributos observados en la red de interacción minador/parasitoides del paisaje II. Esta red mostró valores altos en la riqueza del ensamble parasítico con baja dominancia de las interacciones. Este fenómeno podría explicarse por las características estructurales del paisaje (Tabla 2.1). Los sitios que pertenecen a estos paisajes menos heterogéneos se ven favorecidos por el área ocupada por usos de la tierra con manejos de menor intensidad (% área con pasturas 28 ± 13). Estas áreas sirven como refugios para el ensamble de especies parasitoides de *L. commelinae*, pero este efecto no se traduce en incrementos en la frecuencia de interacciones y sobre los porcentajes de ataque a las larvas de *L. commelinae* (Figura 5.3 y 5.4). Esto podría deberse a la configuración concentrada o distribución marginal en el paisaje de los usos con manejos menos intensos (pasturas). En estos paisajes agrícolas, las especies de parasitoides presentes son capaces de resistir la frecuencia de disturbios debidos al manejo agrícola, pero dichas especies muestran características específicas frente al nivel de heterogeneidad en el paisaje. En los paisajes con una alta homogeneización del uso de la tierra, donde el manejo es muy similar entre sitios (Ghersa y León 1999; Satorre 2005; Viglizzo *et al.* 2011), unas pocas especies dominan la frecuencia de asociaciones. Estas especies serían las que cumplen su ciclo de vida en los campos cultivados y/o que dependen poco de hábitats no-cultivados como fuente de recursos extras (néctar, polen; Harvey 2000; Olson y Wäckers 2007). Estos resultados enfatizan el cambio en la identidad de las especies que dominan las comunidades de parasitoides y los procesos ecosistémicos asociados a *L. commelinae*. Los cambios en la estructura de dominancia en relación con la influencia de la heterogeneidad del paisaje sugiere que las estrategias de manejo deben ser adoptadas para diferentes especies y para diferentes niveles de heterogeneidad en el paisaje, por ejemplo, favoreciendo e incorporando huéspedes alternativos en el contexto como donantes de recursos para el mantenimiento de un ensamble de parasitoides diverso (Gagic *et al.* 2012).

5.5 Conclusiones

Los resultados presentados en este capítulo confirman el importante rol de la heterogeneidad del paisaje sobre la regulación natural de especies plaga noveles. La heterogeneidad del paisaje no demostró incrementos en la diversidad de especies parasíticas asociadas a *L. commelinae* a escala del paisaje. Sin embargo, a escala local influyó de manera positiva sobre la riqueza del ensamble de parasitoides, y la frecuencia de las asociaciones entre el minador y sus parasitoides. Los incrementos en el paisaje de la complejidad estructural, a través del arreglo espacial, y la heterogeneidad en el uso de la tierra contribuyen a mantener una distribución más uniforme de las especies parasíticas. Esto es de suma importancia para la sustentabilidad de los servicios ecosistémicos, incluso en situaciones, donde la intensificación agrícola es muy severa y la heterogeneidad del paisaje está altamente explicada por el arreglo espacial en el uso de la tierra. Los incrementos en la riqueza de los ensambles de especies parasíticas, y en la frecuencia de asociaciones entre el herbívoro y el ensamble de parasitoides, tienen importantes efectos positivos sobre las tasas de parasitismo.

A nivel de paisaje, la complejidad de las redes de interacciones revela la influencia de la heterogeneidad del paisaje (Figura 5.5). La composición de especies parasíticas mantiene una similitud alta entre los paisajes, aunque los valores de diversidad y frecuencias de las asociaciones difieren de manera marcada. La red de interacción, a pesar de mantener una composición de parasitoides similar entre paisajes, muestra cambios importantes en la dominancia de las especies. En el paisaje más heterogéneo la dominancia tiene valores bajos, consecuencia de la distribución equitativa de las asociaciones entre un número mayor de especies, a medida que la heterogeneidad del paisaje disminuye, unas pocas especies comienzan a dominar las frecuencias de las asociaciones. A escala local, la riqueza de especies parasíticas, así como las frecuencias de las asociaciones minador/parasitoide, se mantienen con valores altos en los paisajes más heterogéneos. Basándonos en la información ecológica, las especies que dominan los paisajes más homogeneizados deberían ser aquellas que presenten características morfológicas y etológicas que les otorguen capacidad de resistencia a condiciones ambientales impuestas por el manejo agrícola (labranzas, agroquímicos, disturbio, etc.). Aquellas especies con tolerancia a la intensificación agrícola deberían tener poca dependencia de los hábitats no-cultivados (*e.g.*, néctar, polen, refugios), o ser capaces de mantener números poblacionales abundantes para sostener poblaciones viables luego de ocurridos los disturbios agrícolas.

Los datos expuestos en este capítulo presentan el importante rol que tienen los hábitats no-cultivados en el mantenimiento de la riqueza y abundancia de especies parasíticas. Los menores niveles de intervención antrópica que soportan estos hábitats, además de posibilitar el establecimiento de una vegetación perenne más diversa, incrementan la variedad de recursos en diferentes aspectos: su calidad, el régimen de estacionalidad y su abundancia (Andow 1991; Torretta y Poggio 2013). La relevancia de la heterogeneidad en la diversidad de usos de la tierra y en el arreglo espacial reside principalmente en los atributos particulares de las especies parasíticas, relacionados con sus requerimientos alimenticios adicionales (Olson y Wäckers 2007; Bianchi y Wäckers 2008).

Capítulo

6

Discusión general

El objetivo general de esta tesis doctoral fue conocer la influencia de la heterogeneidad espacial de los lotes y los paisajes agrícolas sobre la diversidad de artrópodos en ambientes cultivados de la Pampa Ondulada, a partir de la caracterización de fenómenos que actúan a diferentes escalas espaciales. Si bien es importante el volumen de hipótesis y de información empírica para consolidar el marco teórico de la ecología de paisajes y de meta-comunidades que sustentan los estudios orientados a este objetivo, esta tesis aporta conocimiento en varios aspectos no resueltos por estudios anteriores. Particularmente, aquí se abordaron algunos aspectos relacionados con los elementos del paisaje que definen su heterogeneidad y los procesos ecológicos involucrados. Adicionalmente, se explica como la heterogeneidad en la escala de paisaje contribuye con la capacidad reguladora de los niveles tróficos superiores sobre una plaga novel.

La mayoría de los estudios que abordaron objetivos similares a los de esta tesis fueron realizados en ambientes agrícolas ubicados en paisajes de grano fino, mayoritariamente en el hemisferio septentrional. En estas regiones, los paisajes agrícolas presentan redes intrincadas y densas de cercos junto a caminos, con zonas urbanas concéntricas, y una alta diversidad de pequeñas superficies con diferentes usos de la tierra y, entremezcladas con áreas más extensas de hábitats naturales y semi-naturales, los que frecuentemente son fragmentos remanentes de la vegetación original (Thies *et al.* 2003; Holzschuh *et al.* 2010). La heterogeneidad en una escala particular no sólo está determinada por la variedad de elementos, sus diferencias y su distribución espacial, sino también por su densidad. La densidad definida por el grano puede ser un factor que interactúa modificando los efectos de la heterogeneidad medida como la cantidad y diversidad de elementos en el paisaje y los procesos que modulan la variación espacial de la diversidad de artrópodos (Forman 1995). Por esta razón, y por el hecho de que las hipótesis y los modelos teóricos actuales provienen de observaciones y experimentos realizados en ambientes con un rango de variación del grano del paisaje muy acotado, se impone la necesidad de experimentar en un rango de variación mayor. En los paisajes agrícolas estudiados aquí el grano es más grueso, con baja densidad de elementos lineales y con parches de mayor área (50 – 100 ha) que en los sistemas estudiados en el hemisferio norte (< 10 ha). Además, la relación entre las áreas ocupadas por hábitats no-cultivados es muy reducida respecto a las áreas con uso agrícola de la tierra (Ghersa y León 1999; Medan *et al.* 2011). Por otra parte, la mayoría de los parches no-cultivados en la actualidad son fragmentos de vegetación donde prevalecen exóticas, mientras que las especies nativas del pastizal pampeano están presentes con baja frecuencia (Poggio *et al.* 2010).

El porcentaje del área total ocupado por hábitats naturales y semi-naturales ha sido la variable más utilizada para caracterizar los cambios en la heterogeneidad del paisaje en los estudios realizados en el hemisferio norte (Thies *et al.* 2003; Fahrig *et al.* 2011). Esta caracterización no sería de valor para la mayoría de los ambientes agrícolas pampeanos debido a que los fragmentos de la vegetación original son muy escasos. La heterogeneidad de la región pampeana se caracteriza por exhibir un grano grueso con una baja diversidad de tipos de usos de la tierra, cuyas variaciones se deben principalmente a los cambios en la siembra de los cultivos anuales dominantes (Satorre 2005; Viglizzo *et al.* 2011). En esta región, los parches extensos de hábitats naturales y semi-naturales están prácticamente extintos, por lo que las especies de plantas nativas están asociadas a los elementos lineales no-cultivados, como bordes de caminos, bordes de vías

ferroviarias y alambrados (Ghersa y León 1999; de la Fuente *et al.* 2010; Poggio *et al.* 2010, 2013).

En esta tesis se presentaron resultados apoyando que el patrón de distribución de las comunidades de artrópodos en ambientes agrícolas es influenciada por la heterogeneidad espacial en distintas escalas. A escala de paisaje, se presentaron evidencias de como los componentes de la diversidad son alterados por la heterogeneidad del paisaje a través del conjunto de especies total (Capítulo 2). Por tanto, el recambio de especies tiene importante relevancia sobre la diversidad total del paisaje (γ), sugiriendo que la causa es el incremento en área y densidad de los hábitats no-cultivados. En la escala de lote (α), se mostró que la riqueza, así como la estructura trófica de las comunidades de artrópodos, varió en función del régimen de disturbio y el tipo del cultivo (Capítulo 4). Estos resultados indican que los alambrados son elementos del paisaje agrícola que sustentan la riqueza regional de artrópodos. Por otra parte, se demostró que los efectos de *spillover* modifican los patrones de diversidad incrementando la riqueza de especies en los márgenes de los cultivos, donde los alambrados actúan como fuente de especies mitigando los efectos negativos del manejo agrícola (Capítulo 3 y 4). Por último, la heterogeneidad del paisaje demostró sustentar ensambles de especies parasíticas más ricos logrando, mantener la regulación biológica de un herbívoro novel (*L. commelinae*) al incrementarse la frecuencia de asociaciones minador-parasitoide (Capítulo 5).

Siguiendo la secuencia trazada en el párrafo precedente, discutiremos los resultados principales de esta tesis, destacando su contribución al conocimiento de los factores moduladores de la diversidad y estructura trófica de los ensambles de artrópodos en distintas escalas. Presentaremos también, aspectos metodológicos de estudio y aplicación relacionados con el arreglo espacial de usos de la tierra y el rol de los hábitats no-cultivados para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos en los agro-ecosistemas.

6.1 Efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad de artrópodos

La heterogeneidad del paisaje afectó positivamente a los componentes de la diversidad de especies de artrópodos. La diversidad local (α), así como el número total de especies en el paisaje (γ), aumentó a medida que el paisaje fue más heterogéneo. Este aumento fue explicado por el incremento en la diversidad total debido a la mayor contribución del recambio de especies (β). La frecuencia de disturbios locales determina la diversidad local de un grupo específico perteneciente al conjunto regional de especies, incrementando la importancia relativa de la diversidad α sobre la diversidad γ . Este proceso homogeneiza la composición de las comunidades entre sitios debido a incrementos en la similitud de las condiciones ambientales (Landis *et al.* 2000; Hendrickx *et al.* 2007; Flohre *et al.* 2011). Sin embargo, los patrones espaciales son modificados por factores que actúan en escalas mayores, comúnmente llamados “*top-down*” (Ricklefs y Schluter 1993; Letourneau y Dyer 1998). Estos factores expresan los efectos de la heterogeneidad del paisaje (régimen de disturbio, y la regularidad del arreglo espacial de usos de la tierra) y, en menor medida, consecuencia de la dispersión (Loreau 2000; Tschamntke *et al.* 2007). Los hábitats no-cultivados (alambrados y hábitats perennes) ofrecen condiciones de hábitat más favorables para las especies (Bengtsson *et al.* 2005; Weyland *et al.* 2012), como resultado de las menores frecuencias de intervención antrópica (Landis *et al.* 2000; Bengtsson *et al.* 2005) y la estructura de vegetación más compleja y diversa. Estos bordes comprenden un mayor

rango de disponibilidad de nichos, albergando comunidades de artrópodos más ricas en especies por la mayor especialización de nichos y la partición en el uso de los recursos (Shmida y Wilson 1985; Cornell y Lawton 1992; Tylanakis y Romo 2010). El rol de la diversidad β en su contribución a la diversidad γ en las escalas de paisaje y región ha sido demostrado en trabajos previos con artrópodos (Clough *et al.* 2007; Hendrickx *et al.* 2007; Holzschuh *et al.* 2007; Flohre *et al.* 2011). En nuestro sistema se alcanzaron valores de recambio de especies comprendidos entre 60 a 70% de la diversidad total, la que estuvo correlacionada positivamente con la heterogeneidad del paisaje (Capítulo 2). Por el contrario, Diekötter *et al.* (2008) indicó que los paisajes con alta conectividad de hábitats homogenizan la distribución de las especies en comparación con los paisajes con parches más aislados, a través de la disminución en el recambio de especies (32% y 44% de la riqueza total respectivamente). Sin embargo, en la Pampa Ondulada, el aumento en la densidad de bordes y su conectividad interviene incrementando el recambio de especies.

La caracterización de la heterogeneidad del mosaico agrícola utilizada en esta tesis incluyó las diferentes coberturas de uso de la tierra, considerando la diversidad de cultivos anuales para así asegurar la correcta evaluación de la diversidad en la escala local y de paisaje. La mayoría de los estudios llevados a cabo hasta el momento a escala de paisaje usualmente no calculan la heterogeneidad del paisaje directamente (Jonsen y Fahrig 1997; Thies *et al.* 2003; Holzschuh *et al.* 2010). En su mayoría, los paisajes más heterogéneos contienen superficies extensas con hábitats más naturales (*i.e.*, aquellas no manejadas). Otro inconveniente radica en las escalas de heterogeneidad exploradas. Un ejemplo de esto es el trabajo de Thies *et al.* (2003), donde se seleccionaron paisajes en un gradiente de hábitats no-cultivados comprendido entre < 3% hasta paisajes con > 50% (*i.e.*, área que no fue convertida a cultivos anuales). Este gradiente difiere en extremo con los paisajes presentes en la Pampa Ondulada, donde las variaciones entre los hábitats no-cultivados son escasas, y la heterogeneidad en la composición de usos de la tierra es poco diversa. La densidad del alambrado en el paisaje representó la variable más importante en la determinación de los ensambles de artrópodos, por sobre la diversidad de usos de la tierra, indicando que la mayor densidad en la red de alambrados incrementa la diversidad de artrópodos (Capítulo 2 y 4).

6.2 Impacto de la diversidad β sobre la diversidad a escala de sitio (diversidad α) y a escala de paisaje (diversidad γ)

El análisis de los componentes aditivos de la diversidad total del paisaje ($\gamma = \alpha + \beta$) demostró la relevancia del recambio de especies (β) como determinante principal y su relación con la heterogeneidad del paisaje (Capítulo 2). Estos resultados permiten exponer que se producen interacciones entre elementos del paisaje mediados por intercambios de artrópodos (efectos de *spillover*) entre aéreas con diferentes usos de la tierra y regímenes de disturbio. La magnitud del efecto de *spillover*, establecidos desde los hábitats con abundancias y riquezas de artrópodos mayores hacia lugares donde ambas son menores, es el principal determinante de los patrones de distribución de artrópodos aéreos y epigeos. La importancia del *spillover*, en términos de su representatividad y de su magnitud, aumenta en los paisajes más heterogéneos de la región. El flujo adquiere relevancia debido a la variabilidad entre la diversidad local de artrópodos (riqueza de especies y abundancia) y entre los distintos usos de la tierra que, por sus diferencias, promueven el recambio de especies (β).

En agro-ecosistemas altamente intensificados como los de la Pampa Ondulada, donde el gradiente de usos de la tierra es muy acotado, las áreas no-cultivadas funcionan como fuentes de especies poco frecuentes en el paisaje, que por efectos de derrame hacia los lotes cultivados pueden recuperar el funcionamiento interno. La literatura confirma la influencia de los efectos de *spillover* sobre los patrones de distribución de la diversidad entre hábitats contrastantes (Tschardtke *et al.* 2005 a; Rand *et al.* 2006; Clough *et al.* 2007; Ewers *et al.* 2007). Sin embargo, nuestros estudios añaden información sobre los efectos de *spillover* entre hábitats con bajo contraste, la presencia de bordes herbáceos de baja representatividad ubicados entre usos de la tierra similares (cultivos) muestran influencias importantes en la mitigación del manejo agrícola local. La magnitud de estos efectos de borde, potenciados en paisajes con mayor heterogeneidad, fue resultado de la distribución más uniforme de los hábitats no-cultivados al incrementarse la densidad de bordes (Capítulo 3). Estudios anteriores han identificado que entre el 49 al 80% de la diversidad total de especies es atribuida a la diversidad β (Hendrickx *et al.* 2007; Holzschuh *et al.* 2007), aunque los efectos de la variación en la intensificación agrícola no fueron controlados. Flohre *et al.* (2011) demuestra que la diversidad β tuvo efectos positivos sobre la diversidad regional para carábidos sólo cuando los regímenes la intensidad agrícola fue baja. Esto es significativo ya que los efectos entre la intensificación agrícola y los producidos por la heterogeneidad del paisaje, por lo general, se encuentran combinados al analizar los patrones de la diversidad de especies (Weyland *et al.* 2012).

6.3 Rol ecológico de los hábitats no-cultivados y su influencia sobre los efectos de *spillover*

Los bordes con vegetación espontánea han demostrado desempeñar un rol ecológico en el mantenimiento de la diversidad de artrópodos y la provisión de especies que regulan poblaciones plagas. Los alambrados reciben menores niveles de disturbio y contienen mayores niveles de complejidad de micro-hábitats comparados con los cultivos. Este atributo se traduce en mayores niveles de diversidad en la vegetación espontánea (Landis *et al.* 2000; Marshall y Moonen 2002). Ya han sido demostrados estas cualidades positivas sobre la riqueza para otros grupos taxonómicos, como pequeños roedores (Cavia *et al.* 2005; Hodara y Busch 2006), especies de malezas (Poggio *et al.* 2010, 2013), insectos polinizadores (Medan *et al.* 2011; Torretta y Poggio 2013) y artrópodos (Landis *et al.* 2000; de la Fuente *et al.* 2010). Las características particulares que determinan los beneficios para estos grupos radican en su aporte de fuentes alternativas de alimentos, refugios y sitios de hibernación (Flynn *et al.* 2009). Sin embargo, en la Pampa Ondulada, la estructura y composición florística de la vegetación de los márgenes de cultivos han sido altamente simplificadas, comprendiendo elementos lineales de muy baja proporción en el paisaje y con espesores cercanos a los dos o tres metros. Estos elementos reciben influencias importantes del manejo agrícola que ocurre en los campos cultivados adyacentes, y su composición florística actual está dominada por especies exóticas que fueron introducidas junto a las prácticas agrícolas (Poggio *et al.* 2010). En comparación, los bordes de cultivos europeos, son remanentes de la vegetación original y mantienen una estructura más compleja ya que están compuestos por arbustos y/o árboles, presentando diferentes zonas de transición (Baudry *et al.* 2000; Marshall y Moonen 2002).

Independientemente de la combinación de lotes con distintos usos de la tierra, en los límites próximos a los alambrados se observaron altos niveles de abundancia y

riqueza de artrópodos aéreos y epigeos (efecto de *ecotono*). Este patrón estuvo conducido por la intensidad del manejo agrícola, *i.e.* la frecuencia de disturbios, creando un gradiente de laboreo agrícola que aumenta hacia el interior del cultivo. En estudios anteriores sobre malezas (Poggio *et al.* 2010, 2013), se ha demostrado que existen comunidades representativas para diferentes posiciones dentro del cultivo, como resultado de los contrastantes regímenes de disturbios experimentados entre el alambrado y las posiciones en el cultivo. Estas condiciones actúan como fuerzas homogeneizadoras, filtrando aquellas especies que presentan caracteres específicos e historias de vida relacionadas con la capacidad de persistir en los ambientes disturbados por manejo agrícola (Olson y Wäckers 2007; Flohre *et al.* 2011).

La magnitud de estos efectos *ecotonales* en las interfases entre usos de la tierra fue afectada por la heterogeneidad del paisaje, aumentando en vecindarios más disímiles (Capítulo 4). Esta propiedad de los límites entre lotes ya ha sido descrita anteriormente (Landis *et al.* 2000; Burel y Baudry 2002; Marshall y Moonen 2002). Sin embargo, es llamativa la importancia de los hábitats lineales de los paisajes agrícolas pampeanos, debido a que, a diferencia de los descritos en la literatura, estos hábitats están muy pobremente vegetados y las líneas son muy angostas. Las investigaciones basadas en modelos de simulación y estudios empíricos sugieren que la dirección de los flujos de organismos ocurren generalmente desde sistemas de alta productividad (cultivos) hacia otros de menor productividad (Tscharntke *et al.* 2005 b). Sin embargo, el patrón de diversidad de especies expuso que los artrópodos se concentraron en los alambrados, dispersándose hacia el interior del cultivo. Esto indica que los alambrados cumplen un rol ecológico en el mantenimiento de las especies de artrópodos y, además, desempeñan un rol funcional al intermediar en la composición de las comunidades dentro y entre lotes. Esto sugiere que la variabilidad espacio-temporal en los patrones la de disponibilidad y uso de recursos puede predecir la direccionalidad y la magnitud de los efectos de *spillover* (Lidicker 1999; Rand *et al.* 2006).

6.4 Factores de la heterogeneidad espacial que determinan la estructura trófica de los artrópodos: respuesta en el servicio regulador de plagas.

Los efectos de la heterogeneidad del paisaje sobre los patrones observados en la diversidad de artrópodos tienen consecuencias importantes en la organización de la estructura trófica. Así, los aumentos en la riqueza de especies influyeron sobre el número de interacciones potenciales entre las especies, incrementando la complejidad de la estructura trófica, siendo más evidente en los niveles tróficos superiores, depredadores y parasitoides particularmente (Duffy *et al.* 2007). A medida que aumenta la heterogeneidad del paisaje, se producen incrementos en la energía del agroecosistema que se distribuyen a lo largo de la red trófica complejizando su estructura (Yodzis 1984; Oksanen 1990; Rooney *et al.* 2006). Estos efectos tienen lugar al incrementarse la diversidad de las comunidades vegetales dentro del cultivo y en las comunidades del paisaje (aumento de la diversidad en el uso de la tierra y de los hábitats no-cultivados).

El aumento de heterogeneidad del paisaje presentó efectos positivos sobre la riqueza del ensamble de especies parasíticas asociadas a *L. commelinae* y sobre el porcentaje de larvas del minador atacadas por parasitoides (Capítulo 5). En contraste, un estudio anterior de Macfadyen *et al.* (2009), llevado a cabo para inferir los efectos de la heterogeneidad del paisaje, demostró que los herbívoros eran atacados por una variedad mayor de parasitoides en granjas orgánicas que en las de manejo convencional. Sin

embargo, a pesar de encontrar diferencias en la estructura de la red trófica de interacciones, dichas diferencias no tuvieron secuelas sobre las tasas de parasitismo. Además, Gagic *et al.* (2011, 2012) exhibió que en un gradiente de complejidad del paisaje, caracterizado por el porcentaje del área arada, no se hallaron diferencias en la complejidad de la red de interacciones aunque, las tasas de parasitismo fueron mayores en los paisajes más heterogéneos. Sin embargo, en este estudio el grueso de las asociaciones presa-parasitoide son dominadas por una especie, coincidiendo con otros estudios anteriores (Finke y Denno 2004; Tylianakis *et al.* 2007). Nuestros resultados sugieren que el número de especies, la equitatividad y la eficiencia de las especies parasíticas para controlar poblaciones de *L. commelinae* serían más afectadas por la disponibilidad de hospedadores alternativos que por las alteraciones propias del ambiente cultivado. Esto sería resultado del hábito generalista de las especies parasíticas que componen el ensamble (Salvo y Valladares 2007; Fenoglio y Salvo 2009).

Los incrementos en la abundancia de las especies del ensamble de parasitoides que atacan a *L. commelinae*, es resultado de la mayor disponibilidad de hábitats no-cultivados en el contexto, los cuales proveen de recursos adicionales (polen, néctar). Estos recursos adicionales influyen de manera positiva estadísticos vitales de las especies parasíticas (Winkler *et al.* 2006; Bianchi y Wäckers 2008; Moonen y Bàrberi 2008). Tylianakis *et al.* (2007), demostraron que comunidades de presas más diversas proveen una mayor variedad de nichos, soportando así una mayor diversidad de enemigos naturales y permitiendo una mayor diferenciación de nichos, con consecuencias positivas en las tasas de parasitismo. En contraposición, estos efectos positivos sobre la riqueza del ensamble de parasitoides y las tasas de parasitismo contrastan con los meta-análisis sobre los ensayos de consumidor-recursos, donde el efecto del consumidor tiende a disminuir a medida que la diversidad del ensamble de presas se incrementa (Hillebrand y Cardinale 2004).

6.5 Síntesis final

Esta tesis muestra un conjunto de estudios que coincide en la importancia de los efectos de la heterogeneidad del paisaje como estructuradora de los componentes de la diversidad de artrópodos (Capítulo 2), así como de la estructura trófica. En este proceso, los efectos de *spillover* serían el principal mecanismo que modifica los patrones de diversidad, mitigando los efectos locales del manejo agrícola (Capítulo 3 y 4). Asimismo, como consecuencia de los incrementos en diversidad y estructura trófica debido a aumento de la heterogeneidad del paisaje, se incrementó el control regulador de una especie plaga (*L. commelinae*; Capítulo 5). Este resultado resalta la importancia de incorporar y priorizar las medidas de conservación con el objetivo de mantener las redes de alambrados y los hábitats no-cultivados a través de planeamiento del paisaje. Proyecciones de la distribución y densidad de los hábitats no-cultivados en el paisaje permitirían mantener la diversidad biológica necesaria para sustentar los servicios ecosistémicos que nutren a la agricultura (Clough *et al.* 2007; Öckinger y Smith 2007).

Por otra parte, en la mayoría de los estudios de la ecología de paisajes en ambientes agrícolas predomina el paradigma *hábitat-matriz* (Fahrig *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2013). Este paradigma surge de aplicar el concepto de isla-continente de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967) al estudio de los paisajes terrestres, teniendo un importante impulso por el desarrollo de la teoría de meta-poblaciones (Hanski y Gilpin 1991). Sin embargo, sabemos que las especies de diferentes taxa perciben el paisaje de maneras más variadas y complejas, utilizando los recursos de los

diferentes tipos de cobertura. Esto implica que para entender los efectos de la estructura del paisaje sobre la diversidad, necesitamos enriquecer la perspectiva hábitat-matriz con otra que considere la heterogeneidad de usos de la tierra, tanto en su composición como en su distribución espacial (Fahrig *et al.* 2011). Una mayoría sustancial de los estudios que relacionan la riqueza de especies con la heterogeneidad del paisaje se centra en los efectos de la pérdida de hábitat, desestimando la influencia del arreglo de hábitats o de los usos de la tierra en el paisaje. Esto se debe principalmente a que la amplitud de la heterogeneidad del paisaje es descripta por la proporción de hábitats naturales en el paisaje (Thies *et al.* 2003; Holzschuh *et al.* 2010). Las investigaciones futuras deberían enfocarse más en el estudio de estas relaciones en sistemas con valores invariables en el área ocupada por hábitats naturales, donde la heterogeneidad en la composición está dada por el número de usos de la tierra, particularmente relacionado con la diversidad de cultivos y hábitats no-cultivados, y un segundo eje de heterogeneidad relacionado con la regularidad del arreglo espacial (Figura 6.1). Además, la intensidad en el uso de la tierra y la heterogeneidad del paisaje interactúan de maneras complejas en diferentes escalas espaciales (Weyland *et al.* 2012), por lo cual caracterizar la variabilidad del nivel de intensificación en un gradiente heterogeneidad, permitiría aislar las influencias particulares de esos factores sobre los componentes de la diversidad y la estructura trófica de artrópodos.

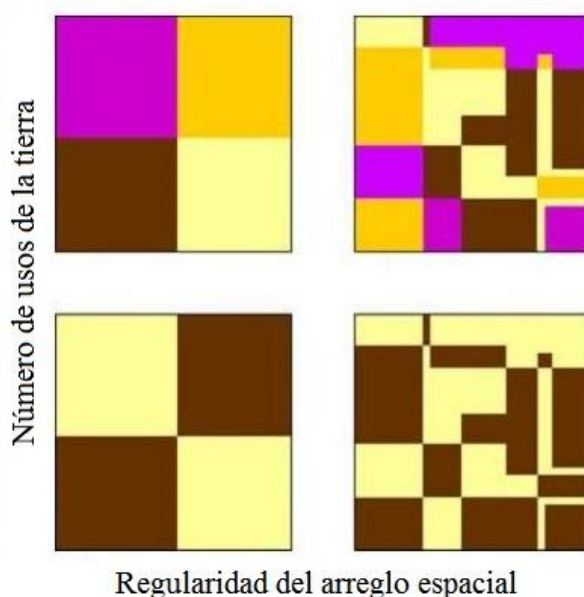


Figura 6.1 Mayores ejes de heterogeneidad espacial: en número de usos y regularidad espacial. Cada cuadro representa un paisaje particular, siendo los diferentes colores los tipos de cobertura. La heterogeneidad en la composición incrementa con el número de usos de la tierra y/o su equitatividad. La heterogeneidad en el arreglo aumenta al incrementarse la complejidad del patrón espacial (modificado de Fahrig *et al.* 2011).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altieri, M.A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 19–31.
- Andow, D.A. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.
- Andreasen, C., Stryhn, H. y J.C. Streibig. 1996. Decline in the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33: 619–626.
- Asrar, G., Fuchs, M., Kanemasu, E. y J. Hatfield. 1984. Estimating absorbed photosynthetic radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. *Agronomy Journal* 76: 300–306.
- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N. y C. Zammit. 2008. Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography* 17:585–599
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., y N. Schermann. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108: 205-217.
- Baggen, L.R. y G.M. Gurr. 1998. The Influence of Food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the Use of Flowering Plants as a Habitat Management Tool to Enhance Biological Control of Potato Moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* 11: 9-17.
- Baker, S.C., Barmuta, L.A., McQuillan, P.B. y A.M.M. Richardson. 2007. Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management* 239: 92-101.
- Baldi, G. y J. Paruelo. 2008. Land-use and land cover dynamics in south american temperate grasslands. *Ecology and Society* 13: 6-26.
- Bàrberi, P., Burgio, G., Dinelli, G., Moonen, A.C., Otto, S., Vazzana, C., y G. Zanin. 2010. Functional biodiversity in the agricultural landscape: Relationships between weeds and arthropod fauna. *Weed Research* 50: 388-401.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I. y S. Erdos. 2007. Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity: Biodiversity research. *Diversity and Distributions* 13: 196-202.
- Baudry, J., Bunce, R.G.H. y F. Burel. 2000. Hedgerows: an international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60: 7-22.
- Bengtsson, J., Engelhardt, K., Giller, P., Hobbie, S., Lawrence, D., Levine, J., Vila, M. y V. Wolters. 2002. Slippin' and slidin' between the scales: the scaling components of biodiversity-ecosystem

- functioning relations. Pp. 209-220 en Loreau, M., Naeem, S. y Inchausti, P. (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, New York.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. y J.D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Tree* 18: 182-188.
- Bianchi, F.J. y F.L. Wäckers. 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control* 46: 400-408.
- Bohan, D.A., Hawes, C., Houghton, A.J., Denholm, I., Champion, G.T., Perry, J.N. y S.J. Clark. 2007. Statistical models to evaluate invertebrate-plant trophic interactions in arable systems. *Bulletin of entomological research* 97: 265-280.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. y N.F. Johnson. 1992. *An introduction to the study of insects*. 6ta Ed. Saunders College Publishing. Harcourt Brace Publishers. Orlando, USA.
- Botero-Garcés, N. y R. Isaacs. 2004. Influence of Uncultivated Habitats and Native Host Plants on Cluster Infestation by Grape Berry Moth, *Endopiza viteana* Clemens (Lepidoptera: Tortricidae), in Michigan Vineyards. *Environmental Entomology* 33: 310-319.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S. y C.J.A. Bradshaw. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Tree* 23: 453-460.
- Brown, J.H. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Bruno, M.A. y M.P. Grilli. 2007. Efecto de la configuración de lotes de gramíneas invernales sobre poblaciones de Delphacidae (Insecta: Homoptera) en dispersión. *Agriscientia* 24: 61-69.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenait, C., Brunel, E. y J.C. Lefeuvre. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologia* 19: 49-60.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y. R. y N. Millán de La Peña. 2004. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning* 67: 195-204.
- Burel, F. y J. Baudry. 2002. *Ecología del Paisaje, conceptos, métodos y aplicaciones*. Ediciones Mundi Prensa, Madrid, España.
- Butler, S.J., Vickery, J.A. y K. Norris. 2007. Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science* 315: 381-384.
- Cabrera, A.L. y E.M. Zardini. 1993. *Manual de de Flora de los alrededores de Buenos Aires*. Ed. ACME SACI, Buenos Aires, Argentina.
- Cadotte, M.W. 2006. Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist* 167: 913-924.

- Cagnolo, L., Molina, S.I. y G.R. Valladares. 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodiversity and Conservation* 11: 407-420.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M. y M. Zak. 2009. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: Effects of life-history and food-web traits. *Conservation Biology* 23: 167-1175.
- Cavia, R., Gomez Villafañe, I.E. y E.A. Cittadino. 2005. Effects of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent *Akodon azarae* in central Argentina. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 107:95-99
- Caviglia, O.P., Sadras, V.O. y F.H. Andrade. 2004. Intensification of agriculture in the south-eastern Pampas: I. Capture and efficiency in the use of water and radiation in double-cropped wheat-soybean. *Field Crops Research* 87: 117-129.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.V., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chase, J.M. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328: 1388-1391.
- Clough, Y., Kruess, A. y T. Tschardtke. 2007. Local and landscape factors in differently managed arable fields affect the insect herbivore community of a non-crop plant species. *Journal of Applied Ecology* 44: 22-28.
- Collinge, A.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36: 59-77.
- Colwell, R. K. 2006. Biota: The biodiversity database manager, Version 3.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Colunga-Garcia, M., Gage, S.H. y D.A. Landis. 1997. Response of an Assemblage of Coccinellidae (Coleoptera) to a Diverse Agricultural Landscape. *Environmental Entomology* 26: 797-804.
- Cornell, H.V. y J.H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. y M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387 (6630): 253-260.
- Costello, M.J. y M.A. Altieri. 1995. Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 52: 187-196.
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK.

- Cronin, J.T. 2004. Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape. *Oecologia* 139: 503-514
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K. y V. Wolters. 2005. Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* 14 (3): 213-221.
- de la Fuente, E. 2010. Impacto de la heterogeneidad del paisaje sobre la red trófica y la estabilidad del rendimiento del cultivo de soja en agroecosistemas de la Pampa ondulada. Tesis de Doctor en Ciencias Agropecuarias, Escuela para Graduados 'Alberto Soriano', Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- de la Fuente, E.B. y S.A. Suárez. 2008. Problemas ambientales asociados a la actividad humana: la agricultura. *Ecología Austral* 18: 239-252.
- de la Fuente, E., Suárez, S. y C.M. Ghersa. 2006. Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115: 229-236.
- de la Fuente, E.B., Perelman, S. y C.M. Ghersa. 2010. Weed and arthropod communities in soybean as related to crop productivity and land use in the Rolling Pampa, Argentina. *Weed Research* 50: 561-571.
- Díaz, S. 2001. Ecosystem function measurement, terrestrial communities. En: Levin S. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. Academy Press, New Jersey 2: 321-343.
- Diekötter, T., Billeter, R. y T.O. Crist. 2008. Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic and Applied Ecology* 9: 298-307.
- Diekötter, T., y T.O. Crist. 2013. Quantifying habitat-specific contributions to insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Insect Conservation and Diversity* 6 (5): 607-618.
- Di Giulio, M., Edwards, P.J. y E. Meister. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38: 310-319.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y C.W. Robledo. 2013 .InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Duelli, P. 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62: 81-91.
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E. y M. Loreau. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522-538.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. y N.D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.
- Dyer, L.E., y D.A. Landis. 1996. Effects of habitat, temperature, and sugar availability on longevity of *Eriborus terebrans* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 25: 1192-1201.

- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Lee, J.H. y B.W. French. 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology* 14: 239–252.
- Elliott, N.C., Lee, J.H., y S.D. Kindler. 1999. Parasitism of several aphid species by *Aphelinus asychis* (Walker) and *Aphelinus albipodus* Hayat and Fatima. *Southwest Entomology* 24: 5-12.
- Ekbom, B. 2000. Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes, pp. 1-3. En: Ekbom B, Irwin ME, Robert Y (eds), *Interchanges of insect between agricultural and surrounding landscapes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- ESRI. 2008. ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Ewers, R.M. y R.K. Didham. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117–142.
- Ewers, R.M., Thorpe, S. y R.K. Didham. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88: 96-106.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S. y C. Cosner. 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 153: 165-182.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J. y J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14: 101-112.
- Fenoglio, M.S. 2009. Interacciones hospedador-Parasitoide: aspectos relacionados con la disponibilidad espacial del recurso en ambientes urbanos. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- Fenoglio, M.S. y A. Salvo. 2009. *Liriomyza commelinae* (Diptera: Agromyzidae): an alternative host for parasitoids of the leafminer pest *Liriomyza huidobrensis*. *International Journal of Pest Management* 55: 299-305.
- Ferraro, D.O. y C.M. Ghera. 2007. Quantifying the crop management influence on arable soil condition in the Inland Pampa (Argentina). *Geoderma* 141: 43-52.
- Finch, H. 2005. Comparison of distance measures in cluster analysis with dichotomous data. *Journal of Data Science* 3: 85-100.
- Finke, D.L. y R.F. Denno. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8: 1299-1306.
- Finke, D.L., y W.E. Snyder. 2010. Conserving the benefits of predator biodiversity. *Biological Conservation* 143 (10): 2260-2269.
- Flynn, D.F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman Richers, B., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. y F. DeClerck. 2009 Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.

- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M. y D.P. Zaks. 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478: 337-342.
- Fournier, E. y M. Loreau. 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 16: 17-32.
- Flohre, A., Fischer, C., Aavik, T., Bengtsson, J., Berendse, F., Bommarco, R. y T. Tscharntke. 2011. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications* 21: 1772-1781.
- Forman, R.T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10: 133-142.
- Freeman Long, R., Corbett, A., Lamb, C., Reberg-Horton, C., Chandler, J. y M. Stimmann. 1998. Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *California Agriculture* 52: 23-26.
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tscharntke, T. y C. Thies. 2006. Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* 16: 2011-2021.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E. y T.G. Benton. 2010. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters* 13: 858-869.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž. y T. Tscharntke. 2012. Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* 170: 1099-1109.
- Gagic, V., Tscharntke, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., y C. Thies. 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 2946-2953.
- Ghersa, C.M. y R.J.C. León. 1999. Successional changes in the agroecosystems of the Rolling Pampas. Pp. 487-502 en Walker, L.R. (ed), *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam.
- Geiger, F., de Snoo, G.R., Berendse, F., Guerrero, I., Morales, M.B., Onate, J.J. y T. Tscharntke. 2010. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: a pan-European approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139, 571-577.
- Gering, J.C., Crist, T.O. y J.A. Veech. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Getis, A., y J.K. Ord. 1992. The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geographical Analysis* 24: 189-206.
- Gregory, R.D., Noble, D.G., Campbell, L.H. y D.W. Gibbons. 2000. The State of the UK's Birds 1999. Sandy: RSPB and BTO.

- Guerschman, J.P., Paruelo, J.M., y I. Burke. 2003. Land use impacts on the normalized difference vegetation index in temperate Argentina. *Ecological Applications* 13: 616–628.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M., y D. Tilman. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters* 12: 1029-1039.
- Hall AJ, Rebella CM, Ghersa CM, Culot J, 1992, 'Field-crop Systems of the Pampas'. Pp. 413–450 en Pearson, C.J. (ed), *Field Crop Ecosystems*, Serie: *Ecosystems of the World*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.
- Hanski, I., y M.E. Gilpin. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (pp. xvi-512). Academic press, San Diego, USA.
- Hanski, I. y M. Gyllenberg. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *American Naturalist* 17-41.
- Harvey, J.A. 2000. Dynamic effects of parasitism by an endoparasitoid wasp on the development of two host species: Implications for host quality and parasitoid fitness. *Ecological Entomology* 25: 267-278.
- Haslem, A. y A.F. Bennett. 2011. Countryside vegetation provides supplementary habitat at the landscape scale for woodland birds in farm mosaics. *Biodiversity and Conservation* 20: 2225-2242.
- Hawes, C., Haughton, A.J., Bohan, D.A. y G.R. Squire. 2009. Functional approaches for assessing plant and invertebrate abundance patterns in arable systems. *Basic and Applied Ecology* 10: 34-42.
- Hazell, P. y S. Wood. 2008. Drivers of change in global agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 495-515.
- Hector, A., Dobson, K., Minns, A., Bazeley-White, E., y J. Hartley Lawton. 2001. Community diversity and invasion resistance: an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* 16: 819-831.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wiengarden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. y R. Bugter. 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44: 340-351.
- Herzog, F., Steiner, B. y D. Bailey. 2006. Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *Eurean Journal of Agronomy* 24: 165-181.
- Hillebrand, H. y B.J. Cardinale. 2004. Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters* 7: 192-201.
- Hodara, K. y M. Busch. 2006. Return to preferred habitats (edges) as a function of distance in *Akodon azarae* (Rodentia, Muridae) in cropfield-edge systems of central Argentina. *Journal of Ethology* 24:141–145

- Holland, J.M., Perry, J.N. y L. Winder. 1999. The within-field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research* 89: 499-513.
- Holt, J.S. 1995. Plant responses to light: a potential tool for weed management. *Weed Science* 43: 474-482.
- Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. y T. Tschardtke. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology* 44: 41-49.
- Hunter, M.D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159-166.
- Huxel, G.R., y K. McCann. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *The american naturalist* 152: 460-469.
- Imms, A.D., Davies, R.R.G. y O.W. Richards. 1994. Imms' General textbook of entomology. Chapman and Hall, Suffolk, UK.
- INTA. 1990. Atlas de Suelos de la República Argentina. Buenos Aires.
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M. y D. Landis. 2009. Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 196-203.
- Jackson, W. y J. Piper. 1989. The necessary marriage between ecology and agriculture. *Ecology* 70: 1591-1593.
- Jackson, L.E., Pascual, U. y T. Hodgkin. 2007. Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121: 196-210.
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., Fitton, M.G., Huddleston, T. y H.A. Dawah. 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History* 27:67-105
- Jonsen, I.D. y L. Fahrig. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12: 185-197.
- Kleijn, D., y F. Van Langevelde. 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* 7: 201-214.
- Klein, A.M. 2009. Nearby rainforest promotes coffee pollination by increasing spatio-temporal stability in bee species richness. *Forest Ecology and Management* 258: 1838-1845.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. y T. Tschardtke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303-313.
- Kragten, S., y G.R. de Snoo. 2008. Field-breeding birds on organic and conventional arable farms in the Netherlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126 (3): 270-274.

- Kremen, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?. *Ecology Letters* 8: 468-479.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R. y T.H. Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- Kruess, A. y T. Tschantke. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581-1584
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 86: 393-401.
- Landis, D. y P. Marino. 1999. Landscape structure and extrafield processes: impact on management of pests and beneficials. Pp. 79-104 en Ruberson, J.R. (ed), *Handbook of pest management*. Marcel Dekker Inc, New York.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. y G.M. Guir. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Langellotto, G.A. y R.F. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139: 1-10.
- Le Cœur, D., Baudry, J., Burel, F. y C. Thenail. 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89: 23-40.
- Lee, J.C., Heimpel, G.E. y G.L. Leisner. 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111: 189-199.
- Le Féon, V., Burel, F., Chifflet, R., Henry, M., Riccio, A., Vaissière, B.E., y J. Baudry. 2013. Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166: 94-101.
- Legendre, P., Borcard, D., y P.R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Legendre, P., y L. Legendre. 1998. *Numerical ecology: second English edition*. Developments in environmental modelling.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. y A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- León, R.J., Rusch, G.M. y M. Oesterheld. 1984. Pastizales pampeanos, impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201-218.
- Lewis, J.P., Collantes, M.B., Pire, E.F., Carnevale, N.J., Boccanelli, S.I.; Prado, D.E. y S.L. Stofella. 1985. Floristic groups and plant communities of SE Santa Fe, Argentina. *Vegetatio* 60: 67-90.

- Letourneau, D.K. y L.A. Dyer. 1998. Density Patterns of Piper Ant-Plants and Associated Arthropods: Top-Predator Trophic Cascades in a Terrestrial System? *Biotropica* 30: 162-169.
- Lidicker Jr, W.Z. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-343.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ , diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.
- Losey, J.E. y M. Vaughan. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* 56: 311-323.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R.J., Craze, P.G., Planque, R., Symondson, W.O.C. y J. Memmott. 2009. Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters* 12: 229-238.
- MacLeod, A., Wratten, S.D., Sotherton, N.W. y M.B. Thomas. 2004. 'Beetle banks' as refuges for beneficial arthropods in farmland: Long-term changes in predator communities and habitat. *Agricultural and Forest Entomology* 6: 147-154.
- Maisonhaute, J. É., Peres-Neto, P., y E. Lucas. 2010. Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139: 500-507.
- McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McIntyre, N.E., Rango, J., Fagan, W.F. y S.H. Faeth. 2001. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning* 52: 257-274.
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MAGPyA 2010. Sistema integrado de información agropecuaria. Disponible on line en: <http://www.siiia.gov.ar>
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press, Princeton.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G. y M.J. Swift. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504-509.
- Marshall, E.J.P. 2004. Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement* 12: 365-404.
- Marshall, E.J.P. y A.C. Moonen. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89: 5-21.

- Medan, D., Torretta, J.P., Hodara, K., Elba, B. y N.H. Montaldo. 2011. Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation* 20: 3077-3100.
- Menalled, F.D., Marino, P.C., Gage, S.H. y D.A. Landis. 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications* 9: 634-641.
- Merckx, T., Feber, R.E., Riordan, P., Townsend, M.C., Bourn, N.A., Parsons, M.S., y D.W. Macdonald. 2009. Optimizing the biodiversity gain from agri-environment schemes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130 (3): 177-182.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C., USA. Available online at: <http://www.millenniumassessment.org/en/synthesis.aspx>.
- Molina, G.A.R., Poggio S.L. y C.M. Ghersa. 2014. Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 192: 135-143.
- Moonen, A.C. y E.J.P. Marshall. 2001. The influence of sown margin strips, management and boundary structure on herbaceous field margin vegetation in two neighbouring farms in southern England. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 86: 187-202.
- Moonen, A.C. y P. Bàrberi. 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 127: 7-21.
- Muggeo, V.M. 2008. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news* 8: 20-25.
- Nisensohn, L.A., Tuesca, D.H. y J.I. Vitta. 2011. Reproductive traits of *Commelina erecta* L. associated with its propagation in agricultural systems. *AgriScientia* 28: 51-60.
- Öckinger, E. y H.G. Smith. 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44: 50-59.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J., y P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 240-261.
- Oksanen, T. 1990. Exploitation ecosystems in heterogeneous habitat complexes. *Evolutionary Ecology* 4: 220-234.
- Olson, D.M. y F.L. Wäckers. 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology* 44: 13-21.
- Östman, Ö., Ekbom, B. y J. Bengtsson. 2001. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2: 365-371.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 65-75.

- Papa, J.C. y R. Pagnoni. 2005. Una experiencia sobre control de *Commelina erecta* en el cultivo de maíz. INTA EEA Oliveros 29: 72-74
- Parodi, L.R. 1930. Ensayo fitosociológico sobre el Partido de Pergamino. Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria UBA. 271 p.
- Parodi, L.R. 1947. La estepa pampeana. En Hauman, L., Burkart, A., Parodi, L.R., Cabrera, A.L. (eds) La Vegetación de la Argentina. Capítulo de Geografía de la República Argentina, VIII. Imprenta y casa editora Coni, Buenos Aires.
- Paruelo, J.M., Oesterheld, M., Di Bella, C., Arzadum, M., Lafontaine, J., Cauepé, M. y C.M. Rebella. 2000. Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science* 3: 189–195.
- Pearce, S. y M.P. Zalucki. 2006. Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems? Assessing within-field spatial patterns. *Journal of Applied Ecology* 43: 128-140.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Hanson, P. y V. Cartín. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6: 935-945.
- Persson, L., Benstsson, J., Menge, B.A. y M.E. Power. 1996. Productivity and consumer regulation- Concepts, patterns and mechanisms. Pp. 396-434 en Polis, G.A., Winemiller, K.O. (eds). *Food webs. Integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall.
- Petchey, O.L., y K.J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5 (3): 402-411.
- Pfiffner, L. y H. Luka. 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78: 215–222.
- Pfiffner, L. y E. Wyss. 2004. Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests. Pp. 165–186 en Gurr, G.M., Wratten, S.D. y M.A. Altieri (eds) *Ecological engineering for pest management*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D.A., Brubaker, H.W., Dumas, A.R., Meaney, J.J., O'Neil, J.A.S., Onsi, D.E. y D.B. Corzilius, 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *Bioscience* 42: 354-362.
- Pinheiro, J.C. y D.M. Bates. 2000. *Mixed-effect Models in S and S-plus*. Springer-Verlag, New York.
- Poggio, S.L. 2007. Relaciones entre la diversidad de especies vegetales y la heterogeneidad espacial del paisaje agrícola Pampeano. Tesis de Doctor en Ciencias Agropecuarias, Escuela para Graduados 'Alberto Soriano', Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Poggio, S.L., Chaneton, E.J. y C.M. Ghersa. 2010. Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation* 143: 2477-2486.

- Poggio, S.L., Chaneton, E.J. y C.M. Ghersa. 2013. The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166: 55-64.
- Poggio, S.L. y C.M. Ghersa. 2011. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. *Weed Research* 51: 241–249.
- Polis, G.A. y K.O. Winemiller. 1996. *Food Webs: Integration of Patterns & Dynamics*. Chapman & Hall, New York.
- Ponce, C., Bravo, C., de León, D.G., Magaña, M. y J.C. Alonso. 2011. Effects of organic farming on plant and arthropod communities: A case study in Mediterranean dryland cereal. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141: 193-201.
- Powell, W. 1986. Enhancing parasite activity within crops. Pp. 314–40 en Waage, J.K. y D. Greathead (eds) *Insect Parasitoids*. London: Academic.
- Pretty, J. 2008. Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 447-465.
- Pulliam, H.R. y B.J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American naturalist* 136: 50-66.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132: 652–661.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J.; Thies, C., Tschamtk T. y V. Wolters. 2005 Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. In: *Farming systems and landscape context: effects on biodiversity and biocontrol*. Roschewitz Indra, 2005. Capítulo 4: 61-78. Georg-August-Universität Göttingen.
- Rand, T., Tylianakis, J.M. y T. Tschamtk. 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally-subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9: 603–614.
- R Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rempel, R.S., Kaukinen, D. y A.P. Carr. 2012. *Patch Analyst and Patch Grid*. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press.
- Ries, L., Fletcher, R.J.J., Battin, J. y T.D. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges : mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491–522.
- Robinson, R.A. y W.J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology* 39: 157-176.

- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G. y J.C. Moore. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge. University Press, Cambridge, UK.
- Roume, A., Deconchat, M., Raison, L., Balent, G. y A. Ouin. 2011. Edge effects on ground beetles at the woodlot–field interface are short-range and asymmetrical. *Agricultural and Forest Entomology* 13: 395-403.
- Rundlöf, M. y H.G. Smith. 2006. The effect of organic farming on butterflies diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* 43: 1121-1127.
- Salvo, A. 1996. Diversidad y estructura de comunidades de parasitoides (Hymenoptera) de minadores de hojas (Diptera: Agromyzidae). 1-375. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Salvo, A. y G.R. Valladares. 1998. Taxonomic composition of parasitoid communities (Hymenoptera: Parasitica) of agromyzid leafminers (Diptera: Agromyzidae) in Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 116-123
- Salvo, A. y G.R. Valladares. 2007. Parasitoides de minadores de hojas y manejo de plagas. *Ciencia e Investigación Agraria* 34: 167-185
- Satorre, E.H. 2001. *Production systems in the Argentine Pampas and their ecological impact*. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Satorre, E.H. 2005. Cambios tecnológicos en la agricultura argentina actual. *Ciencia Hoy* 15: 24-31.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Scherr, S.J. y J.A. McNeely. 2008. Biodiversity conservation and agricultural sustainability: towards a new paradigm of ‘ecoagriculture’ landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 477-494.
- Schmale, I., Wäckers, F.L., Cardona, C. y S. Dorn. 2001. Control potential of three hymenopteran parasitoid species against the bean weevil in stored beans: the effect of adult parasitoid nutrition on longevity and progeny production. *Biological Control* 21: 134–139.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., Wingerden, W.V., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M. y R. Bugter. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42: 1129-1139.
- Sérsic A., Cocucci, A., Benítez Vieyra, S., Díaz, L., Glinos, E., Grosso, N., Lazarete Medina, C., Moré, M., Moyano, M., Nattero, J., Paiaro, V., Trujillo, C. y P. Wiemer. 2006. *Flores del Centro de Argentina. Una guía ilustrada para conocer 141 especies típicas*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.

- Shennan, C. 2008. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363: 717-739.
- Shmida, A. y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M. y L. Fahrig. 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24: 1271-1285.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 en: Coupland, R.T. (ed), *Ecosystems of the World* 8, Natural Grasslands. Elsevier, Amsterdam.
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E. y J.H. Lawton. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological monographs* 75: 37-63.
- Srivastava, D. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68: 1-16.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. y T. Tscharntke. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83: 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. y C. Westphal. 2008. The interplay of pollinator diversity, pollination services and landscape change. *Journal of Applied Ecology* 45: 737-741.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., Snoo, G.R.D. y P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63: 337-365.
- St-Laurent, M.H., Dussault, C., Ferron, J. y R. Gagnon. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142: 2240-2249.
- Swift, M.J., Izac, A.M.N. y M. van Noordwijk. 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes-are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104: 113-134.
- Swift, M.J. y J.M. Anderson. 1993. Biodiversity and ecosystems function in agricultural systems. En: Schulze, E.D. y Mooney, H.A. (eds) *Biodiversity and Ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlín.
- Telenga, N.A. 1958. Biological control of field and forest pests in USSR (Russian). Ninth International Conference on Quarantine and Plant Protection, Moscow.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. y T. Tscharntke. 2003. Effect of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.
- Thies, C. y T. Tscharntke. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- Thomas, C.F.G. y E.J.P. Marshall. 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 72: 131-144.

- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., y S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418 (6898), pp. 671-677.
- Torretta, J.P. y S.L. Poggio. 2013. Species diversity of entomophilous plants and flower-visiting insects is sustained in the field margins of sunflower crops. *Journal of Natural History* 47: 1-27.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. y C. Thies. 2005 a. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. y C. Thies. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscape. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- Tscharntke, T., Rand, T.A. y F.J.J.A. Bianchi. 2005 b. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42: 421-432.
- Tscharntke, T. y R. Brandl. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49: 405-430.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A. y S. Vidal. 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43: 294-309.
- Tshiamiso, L., Obopile, M., Mmolotsi, R.M. y M. Rampart. 2012. Variation in ground dwelling insect assemblages on five habitats at Sebele content farm in Gaborone, Botswana. *Journal of Entomological Research* 36: 187-194.
- Tylianakis, J.M. y C.M. Romo. 2010. Natural enemy diversity and biological control: making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology* 11: 657-668.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. y A.M. Klein. 2006. Diversity, ecosystem function and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* 87: 3047-3057.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. y O.T. Lewis. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202-205.
- Valladares, G. y A. Salvo. 1999. Insect-plant food webs could provide new clues for pest management. *Environmental Entomology* 28: 539-544.
- Valladares, G.R. 1984. Sobre el Género *Liriomyza* Mik 1894 (Diptera, Agromyzidae) en la República Argentina. *Revista Sociedad Entomológica Argentina* 43: 13-36
- Vandermeer, J., y I. Perfecto. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21: 274-277.
- Vandermeer, J., van Noordwijk, M., Andreson, J., Ong, C. y I. Perfecto. 1998. Global-change and multi-species agroecosystems. Concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 67:1-22.

- Van Emden, H.F. 1962. Observations on the effect of flowers on the activity of parasitic Hymenoptera. *The Entomologist's Monthly Magazine* 98: 265–270
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.M. y J. Baudry. 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166: 3-14.
- Viglizzo, E.F., Pordomingo, A.J., Castro, M.G. y F.A. Lértora. 2003. Environmental assessment of agriculture at a regional scale in the Pampas of Argentina. *Environmental Monitoring and Assessment* 87: 169–195.
- Viglizzo, E.F., Pordomingo, A.J., Castro, M.G., Lértora, F.A. y J.N. Bernardos. 2004. Scale-dependent controls on ecological functions in agroecosystems of Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 101: 39-51.
- Viglizzo, E.F., Frank, F.C., Carreño, L.V., Jobbágy, E.G., Pereyra, H., Clatt, J., Pincén, D. y F.M. Ricard. 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17: 959–973.
- Vitta, J.I., Tuesca, D. y E. Puricelli. 2004. Widespread use of glyphosate tolerant soybean and weed community richness in Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 621-624.
- Wäckers, F.L. 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* 47: 1077–1084.
- Wäckers, F.L. 2004. Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29: 307-314.
- Wäckers, F.L. y A. Steppuhn. 2003. Characterizing nutritional state and food source use of parasitoids collected in fields with high and low nectar availability. *IOBC WPRS Bulletin* 26: 203–208.
- Wagner, H.H., Wildi, O. y K.C. Ewald. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15: 219–227.
- Weibull, A. C., Bengtsson, J., y E. Nohlgren. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23 (6): 743-750.
- Weibull, A.C. y O. Östman. 2003 Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4: 349-361.
- Weyland, F., Baudry, J. y C.M. Ghersa. 2012. A fuzzy logic method to assess the relationship between landscape patterns and bird richness of the Rolling Pampas. *Landscape Ecology* 27: 869-885.
- Weyland, F. 2011. Factores estructurales y dinámicos que regulan la diversidad de aves en Agroecosistemas Pampeanos. Tesis de Doctor en Ciencias Agropecuarias, Escuela para Graduados ‘Alberto Soriano’, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., y R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.

- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. y R.A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369-380.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vazquez, D.P., Lebuñ, G. y M.A. Aizen. 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90: 2068–2076.
- Winkler, K., Wäckers, F., Bukovinszky Kiss, G. y J. van Lenteren. 2006. Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions. *Basic and Applied Ecology* 7: 133–140.
- Willis, A.J. y J. Memmott. 2005. The Potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: a food web approach. *Biological Control* 35: 299-306.
- With, K.A. y T.O. Crist. 1995. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446–59.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Pilgrim, E., Ramsay, A.J., Tscheulin, T., Parkinson, A., Smith, R.E.N., Gundry, A.L., Brown, V.K. y J.R. Tallwin. 2007. The potential of grass margin management for enhancing beetle diversity in intensive livestock farms. *Journal of Applied Ecology* 44: 60-69.
- Yodzis, P. 1984. Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia* 65: 86-88.
- Zavaleta, E.S. y K.B. Hulvey. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306: 1175-1177.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K. y S.M Swinton. 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64: 253-260.
- Zonneveld, I.S. 1989. The land unit – A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology* 3: 67-86.
-

APENDICE

Tabla suplementaria 1. Abundancia acumulada de las 119 especies de artrópodos aéreos registrados en el área de estudio. Se indica el gremio trófico al cual pertenecen.

Orden	Familia	morfo-especie	GT	N
Acarina	Oribatidae		mi	2330
Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella sp.</i>	de	10565
Collembola			de	163
Araneae	Philodromidae		p	94
Araneae	Corinnidae		p	18
Araneae	Pholcidae		p	24
Araneae	Philodromidae	<i>Fageia sp.</i>	p	36
Araneae	Thomisidae	<i>Misumenops sp.</i>	p	49
Araneae	Anyphaenidae		p	66
Araneae	Araneidae	<i>Alpaida sp.</i>	p	68
Araneae	Oxyopidae		p	60
Araneae	Lycosidae		p	22
Araneae	Linyphiidae		p	29
Araneae	Salticidae		p	4
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Hippodamia convergens</i>	p	3
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coccinella ancoralis</i>	p	1
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Cycloneda sanguinea</i>	p	2
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Eriopis connexa</i>	p	16
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Poecilapsis sp.</i>	ma	113
Coleoptera	Nitidulidae		p	127
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coleomegilla maculata</i>	p	47
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Poecilapsis angulata</i>	ma	1
Coleoptera	Cicindelidae	<i>Cicindela sp.</i>	p	15
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Hyperaspis sp.</i>	ma	3
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Lemma bilineata</i>	ma	5
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i>	ma	93
Coleoptera	Curculionidae	<i>Naupactus verecundus</i>	ma	36
Coleoptera	Curculionidae		ma	5
Coleoptera	Curculionidae	<i>Listronus bonaeriensis</i>	ma	4
Coleoptera	Curculionidae	<i>Pantomorus auripes</i>	ma	4
Coleoptera	Curculionidae		ma	2
Diptera	Culicidae		s	171
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalinus sp.</i>	p	7
Diptera	Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia sp.</i>	de	59
Diptera			pol	91
Diptera			pol	81
Diptera	Muscidae	<i>Musca domestica</i>	de	79
Diptera	Dolichopodidae	<i>Condylostylus sp.</i>	p	159
Diptera	Anthomyiidae		de	13

Diptera	Tachinidae	<i>Trichopoda giacomelli</i>	p	57
Diptera	Simuliidae		su	147
Diptera	Syrphidae	<i>Toxomerus sp.</i>	p	12
Diptera	Tipulidae		de	366
Diptera	Bombyliidae		pol	3
Diptera	Bombyliidae		pol	13
Diptera	Megachilidae		pol	10
Diptera	Syrphidae		p	27
Diptera	Muscidae		de	74
Diptera	Dolichopodidae	<i>Gymnopterus sp.</i>	p	457
Diptera	Phoridae	<i>Syneura sp.</i>	p	34
Diptera	Halictidae	<i>Lasioglossum sp.</i>	pol/par	168
Diptera			-	98
Diptera	Tachinidae	<i>Voria ruralis</i>	p	99
Diptera	Asilidae	<i>Mallophora ruficauda</i>	p	28
Coleoptera	Elateridae	<i>Pyrophorus punctatissimus</i>	ma	4
Coleoptera	Elateridae		ma	1
Coleoptera	Elateridae	<i>Conoderus sp.</i>	ma	6
Hymenoptera	Formicidae	<i>Acromyrmex sp.</i>	ma	83
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus sp.</i>	ma	19
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis saevissima</i>	ma	24
Homoptera	Coreidae (Lyga)	<i>Geocoris sp.</i>	p	43
Homoptera	Reduviidae	<i>Atrachelus cinereus</i>	p	6
Homoptera	Membracidae	<i>Ceresa sp.</i>	su	18
Homoptera	Membracidae		su	2
Homoptera			su	1
Homoptera	Pentatomidae		su	16
Homoptera	Nabidae	<i>Tropiconabis sp.</i>	p	151
Homoptera	Anthocoridae	<i>Orius insidiosus</i>	p	236
Homoptera	Pentatomidae	<i>Nezara viridula</i>	su	86
Homoptera	Pentatomidae	<i>Dichelops furcatus</i>	su	73
Homoptera	Pentatomidae	<i>Edessa meditabunda</i>	su	2
Homoptera	Pentatomidae	<i>Piezodorus guildinii</i>	su	75
Homoptera	Aphidoidae	<i>Rhopalosiphum padi</i>	su	88
Homoptera	Delphacidae	<i>Delphacodes sp.</i>	su	21
Homoptera	Delphacidae		su	26
Homoptera	Aphidoidae	<i>Rhopalosiphum maidis</i>	su	26
Homoptera	Cicadellidae		su	21
Homoptera			su	9
Homoptera	Cicadellidae		su	268
Hymenoptera	Scelionidae	<i>Telenomus sp.</i>	par	215
Hymenoptera	Chalcididae	<i>Brachymeria sp.</i>	par	18
Hymenoptera			par	1
Hymenoptera			par	5
Hymenoptera			par	5
Hymenoptera	Braconidae		par	41

Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Ophion sp.</i>	par	48
Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Microcharops bimaculata</i>	par	171
Hymenoptera	Scelionidae	<i>Trissolcus sp.</i>	par	345
Hymenoptera	Eulophidae		par	19
Hymenoptera	Ichneumonidae		par	14
Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Casinaria plusiae</i>	par	21
Hymenoptera	Braconidae	<i>Aleioides sp.</i>	par	12
Hymenoptera	Braconidae	<i>Brassus sp.</i>	par	5
Lepidoptera	Noctuidae		ma	111
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Rachiplusia nü</i>	ma	7
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	ma	39
Lepidoptera	Pyraustidae	<i>Loxostege bifidalis</i>	ma	32
Lepidoptera	Hadeninae	<i>Faronta albilinea</i>	ma	21
Lepidoptera	Crambidae	<i>Diatraea saccharalis</i>	ma	46
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Spodoptera frugiperda</i>	ma	15
Lepidoptera	Pieridae	<i>Colias lesbia</i>	ma	5
Lepidoptera			ma	8
Neuroptera	Chrysopidea	<i>Chrysoperla externa</i>	p	149
Neuroptera	Hemerobiidae	<i>Hemerobius sp.</i>	p	4
Odonata			p	3
Odonata			p	1
Odonata			p	4
Orthoptera	Acridiidae		ma	102
Orthoptera	Tettigonidae	<i>Xiphidium sp.</i>	p	61
Orthoptera	Acridiidae	<i>Dichroplus sp.</i>	ma	12
Orthoptera	Acridiidae	<i>Dichroplus punctulatus</i>	ma	27
Orthoptera	Acridiidae	<i>Chromacris miles</i>	ma	6
Coleoptera	Staphilinidae		p	5
Hymenoptera			p	1
Dermaptera	Forficulidae	<i>Doru lineare</i>	p	2
Homoptera	Pentatomidae	<i>Podisus sp.</i>	p	1
Psocoptera			ma	40
Diptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i>	pol	1
Coleoptera	Lampyridae	<i>Photinus sp.</i>	ma	2

* gremios tróficos de acuerdo con los rasgos generales que reflejan atributos funcionales asociados principalmente con la adquisición de recursos. ma = masticadores de hoja, s = chupadores de savia, los grupos restantes fueron p = depredadores, par = avispas parásitas, pol= polinófagos, de = detritívoros/ fungívoros y mi = ácaros.

Tabla Suplementaria 2. Abundancia media relativa (%) de las 161 especies de artrópodos epigeos registrados en el área de estudio dentro de las posiciones en el campo. Los porcentajes de los artrópodos para cada muestra (es decir, única muestra recogida de un corte transversal en una fecha específica de muestreo) se promediaron para cada transecta sobre muestras repetidas tomadas en diferentes puntos en el tiempo.

Orden	Familia	Morfo-especies	Gremio	Constancia (%)			
				Alambrado	Dentro del cultivo		
					Borde	Cabecera	Centro
Acarina	Oribatidae		mi	89	88	90	91
Hemiptera	Aleyrodoidae	<i>Bemisia argentifolii</i>	s	2	1		
Araneae	Lycosidae		p	62	50	46	64
Araneae	Araneidae	<i>Alpaida veniliae</i>	p	13	5	4	13
Araneae	Araneidae	<i>Alpaida versicolor</i>	p	15	9	10	17
Araneae	Thomisidae	<i>Misumenops sp.</i>	p	18	13	16	11
Araneae	Salticidae		p		3	1	2
Araneae	Araneidae		p	4		3	
Araneae	Philodromidae		p	4	2	1	
Araneae	Thomisidae	<i>Misumenops pallens</i>	p		1		
Blattodea	Blattaria	<i>Ischnoptera argentina</i>	de	4	6	4	2
Myriapoda	Diplopoda		p	11	8	9	2
Myriapoda	Scolopendridae	<i>Scolopendra sp.</i>	p	13	4	5	6
Myriapoda	Diplopoda		p	4	3	1	2
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Hippodamia convergens</i>	p	2			
Collembola	Hypogastruridae		de	89	82	73	81
Collembola	Isotomidae		de	78	70	56	62
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Eriopsis connexa</i>	p	4	3	5	4
Coleoptera	Buprestidae		ma	11	7	5	2
Coleoptera	Carabidae	<i>Lebia concinna</i>	p	5	2	1	
Coleoptera	Scaraboidae	<i>Diloboderus abderus</i>	ma	2	6	3	2
Coleoptera	Carabidae		p		3	1	
Coleoptera	Elateridae	<i>Aspidosoma sp.</i>	ma		1		
Coleoptera	Carabidae	<i>Selenophorus tibialis</i>	p	11	8	2	6
Coleoptera	Cicindelidae	<i>Cicindela sp.</i>	p	2	3	3	4
Coleoptera	Carabidae	<i>Galerita collaris</i>	p	4	2	1	4

Coleoptera	Lampyridae	<i>Photinus sp.</i>	p	24	5	5	4
Coleoptera	Nitidulidae		po	18	10	11	9
Coleoptera	Curculionidae		ma	2	2	2	4
Coleoptera	Elateridae	<i>Conoderus sp.</i>	ma	2	2	1	2
Coleoptera	Carabidae	<i>Trirammatus striatula</i>	p	4	3	2	2
Coleoptera	Carabidae		p	4	1	2	2
Coleoptera	Meloidea	<i>Epicauta pilma ?</i>	ma	5	1		2
Coleoptera	Carabidae	<i>Aspidoglossa crenata</i>	p		1		
Coleoptera	Scaraboidae	<i>Lyogenys sp.</i>	ma	7	3	2	
Coleoptera	Scaraboidae	<i>Bothynus sp.</i>	ma	7	3	4	2
Coleoptera	Tenebrionidae	<i>Epitragus sp.</i>	de	4			2
Coleoptera	Cerambycidae	<i>Deltosoma hovorella</i>	ma		1		
Coleoptera	Coccinellidae	<i>Coleomegilla maculata</i>	p		1		
Coleoptera	Melyridae	<i>Astylus atromaculatus</i>	ma	13	5	5	2
Coleoptera	Staphilinidae	<i>Paederus brasiliensis</i>	p	15	26	17	25
Coleoptera	Meloidae	<i>Acrolytta sp. ?</i>	p/ma	5	1	1	2
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Diabrotica speciosa</i>	ma		1		2
Coleoptera	Scaraboidae	<i>Archophileurus vervex</i>	ma			2	
Coleoptera	Carabidae	<i>Pterostichini sp.</i>	p	2	1		
Coleoptera	Scaraboidea	<i>Cyclocephala putrida</i>	ma		1		
Coleoptera	Dystiscidae		p	4	1	1	2
Coleoptera	Carabidae	<i>Brachinus vicinus</i>	p				2
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Colaspis sp.</i>	ma			1	
Coleoptera	Scaraboidae		ma			1	
Coleoptera	Cicindelidae	<i>Cicindela sp.</i>	p	2			
Coleoptera	Melyridae	<i>Astylus vittaticolis</i>	p	33	18	17	15
Coleoptera	Nitidulidae	<i>Lobiopa sp.</i>	ma		3		
Coleoptera	Meloidea		ma	4	1	1	2
Coleoptera	Carabidae	<i>Polpochila flavipes</i>	p	2		1	2
Coleoptera	Curculionidae	<i>Listronus bonaeriensis</i>	ma	5	1	1	
Coleoptera	Curculionidae	<i>Pantomorus sp.</i>	ma	2			
Coleoptera	Curculionidae	<i>Naupactus verecundus</i>	ma			1	
Coleoptera	Meloidea	<i>Epicauta adspersa</i>	ma	7	5	6	13
Coleoptera	Scaraboidea	<i>Philocoenia bonariensis</i>	ma		2	2	2
Coleoptera	Carabidae	<i>Calosoma argentinae</i>	p	16	13	18	23

Coleoptera	Carabidae	<i>Mesous rugatifrons</i>	p	24	24	19	19
Coleoptera	Meloidea		ma	5		2	
Coleoptera	Scaraboidae	<i>Cyclocephala signaticollis</i>	ma	4		1	
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Spintherophyta sp.</i>	ma	2			
Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Poecilapsis sp.</i>	ma	2			
Coleoptera	Curculionidae	<i>Sitophilus granarius</i>	ma				2
Diptera	Tachinidae	<i>Trichopoda giacomelli</i>	p	7	5	5	2
Diptera	Syrphidae		p	2	1		
Diptera	Stratiomyidae		de	7	6	7	2
Diptera	Stratiomyidae		de	5	5	6	9
Diptera	Bibionidae		de			1	
Diptera	Muscidae		s			1	2
Diptera	Bombyliidae		p/ma	2		1	
Diptera	Muscidae		s			1	2
Diptera	Tachinidae	<i>Euphorocera sp.</i>	p	9			
Diptera	Tabanidae		s	2	3	3	
Diptera	Conopidae		par	2	1		
Diptera	Calliphoridae		de				4
Diptera	Tachinidae	<i>Voria ruralis</i>	p	2		1	2
Diptera	Syrphidae		p	13	8	9	8
Diptera	Sarcophagidae		de		1	1	
Diptera	Sarcophagidae	<i>Oxysarcodexia sp.</i>	de			1	2
Diptera	Muscidae		p	2			
Diptera	Culicidae		p/s	4		1	
Diptera	Simuliidae		s	38	14	11	15
Diptera	Anthomyiidae		de		1		
Diptera	Calliphoridae		de		1		2
Diptera	Syrphidae	<i>Eristalinus sp.</i>	de		1		
Diptera	Tachinidae	<i>Voria ayerzai</i>	p	56	38	29	30
Diptera	Anthomyiidae		de		2	1	
Diptera	Asilidae		p		3		4
Diptera	Muscidae	<i>Musca domestica</i>	de		1		
Diptera	Phoridae		par	7	1	7	6
Diptera	Syrphidae		p	2			
Coleoptera	Elateridae	<i>Drasterius pullatus ?</i>	ma	15	7	7	8

Embioptera			ma	4			
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis saevissima</i>	ma	95	85	76	92
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus mus</i>	ma	5		4	
Hymenoptera	Formicidae	<i>Iridomyrmex humilis</i>	ma	13	8	10	15
Hymenoptera	Formicidae	<i>Acromyrmex striatus</i>	ma	9	6	4	2
Hymenoptera	Formicidae	<i>Acromyrmex lundii</i>	ma	4	3		
Hemiptera	Anthocoridae	<i>Orius insidiosus</i>	p	11	8	7	8
Hemiptera	Reduviidae	<i>Atrachelus cinereus</i>	p		1		
Hemiptera	Pentatomidae	<i>Piezodorus guildinii</i>	s				2
Hemiptera	Coreidae (Lyga)	<i>Geocoris sp.</i>	p		3		
Hemiptera	Pentatomidae	<i>Dichelops furcatus</i>	s	2	3	1	4
Hemiptera	Pentatomidae	<i>Nezara viridula</i>	s	2	7	2	
Hemiptera	Nabidae	<i>Tropiconabis sp.</i>	p	2	2	2	
Hemiptera	Tingitidae		s	2	1		2
Hemiptera	Cydnidae	<i>Scaptocoris castaneus</i>	s	4			
Hemiptera			s	13	8	6	6
Hemiptera	Psylloidea		s	15	6	5	6
Hemiptera	Aphidoidea	<i>Metopolophium dirhodum</i>	s	31	16	7	8
Hemiptera	Cicadellidae		s	7	9	2	4
Hemiptera			s	4	3		
Hemiptera		<i>Delphacodes</i>	s				2
Hemiptera	Aphidoidea		s	4	3	1	
Hemiptera	Aphidoidea	<i>Rhopalosiphum maidis</i>	s		1	1	2
Hemiptera	Aphidoidea	<i>Schizaphis graminum</i>	s	7	2	3	2
Hemiptera	Aphidoidea	<i>Sitobion avenae</i>	s	2			
Hemiptera	Aphidoidea	<i>Rhopalosiphum padi</i>	s	16	6	5	2
Hymenoptera	Chalcididae	<i>Brachymeria ?</i>	par	25	17	4	8
Hymenoptera	Eurytomidae		par	2			
Hymenoptera	Eulophidae	<i>Euplectrus sp.</i>	par		3	1	
Hymenoptera	Tenthredinidae		par	2			2
Hymenoptera	Scelionidae	<i>Telenomus sp.</i>	par	2	2		2
Hymenoptera	Braconidae	<i>Cotesia sp.</i>	par	5	2		
Hymenoptera	Scelionidae	<i>Trissolcus sp.</i>	par	4	3	1	
Hymenoptera	Ichneumonidae	<i>Casitaria plusiae</i>	par			2	
Hymenoptera	Pteromalidae		par	4			

Isoptera			de	5	1	1	
Lepidoptera	Pyraustidae	<i>Loxostege bifidalis</i>	ma	9	1	1	2
Lepidoptera	Heliothinae		ma		1	1	
Lepidoptera	Hadeninae	<i>Faronta albilinea</i>	ma	2	1		
Lepidoptera	Hadeninae	<i>Pseudaletia unipuncta</i>	ma	4	3		
Lepidoptera	Arctidae	<i>Spilosoma virgifera</i>	ma	5	1	1	
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Spodoptera frugiperda</i>	ma	5	4	4	4
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Rachiplusia nü</i>	ma	2	3	3	2
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Agrotis ipsilon</i>	ma	2	1	1	
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Heliothis sp.</i>	ma	7	1	3	2
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Anticarsia gemmatalis</i>	ma		2		
Lepidoptera	Plusiinae		ma			1	
Lepidoptera	Phycitidae	<i>Elasmopalpus lignosellus</i>	ma	2			
Neuroptera	Chrysopidea	<i>Chrysoperla externa</i>	p		1	1	
Neuroptera	Ascalaphidae		p	2			
Opiliones	-	<i>Opiliones sp.</i>	p	2			
Orthoptera	Gryllidae	<i>Gryllus argentinus</i>	ma	16	14	8	11
Orthoptera	Acrididae	<i>Chromacris miles</i>	ma	5	2	4	2
Orthoptera	Gryllotalpidae	<i>Scapteriscus borellii</i>	p	4	1	1	
Orthoptera	Acrididae	<i>Dichroplus punctulatus</i>	m	18	8	7	15
Orthoptera	Tettigonidae	<i>Xiphidium sp.</i>	p			1	
Psocoptera			de	27	26	23	30
Acarina	Tetranychidae	<i>Tetranychus urticae</i>	mi	9	11	5	6
Coleoptera	Staphilinidae		p	9	14	12	8
Coleoptera	Staphilinidae		p	5	6	2	4
Coleoptera	Staphilinidae		p	7	3		6
Coleoptera	Staphilinidae		p	11	5	6	6
Diptera	Syrphidae		p		1	1	
Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella sp.</i>	de	22	34	37	38

* gremios tróficos de acuerdo con los rasgos generales que reflejan atributos funcionales asociados principalmente con la adquisición de recursos. ma = masticadores de hoja, s = chupadores de savia, los grupos restantes fueron p = depredadores, par = avispa parasitica, de = detritívoros/ fungívoros y mi = ácaros.

Tabla suplementaria 3. Lista de las especies de plantas, la función (O: origen; C: ciclo de vida; M: morfo-tipo), la constancia de las plantas estudiadas en 2009, 2010 y 2011, separados por posiciones en el campo (Al: alambrado, Bor: borde, Cab: cabecera y Centro).

Especies	Función			Dentro del cultivo			
	O	C	M	Al	Bor	Cab	Centro
<i>Agrostis avenacea</i> Gmel.	e	P	Monocot	3			
<i>Amaranthus quitensis</i> H.B.K.	n	A	Dicot	67	33	11	17
<i>Ammis visnaga</i> (L.) Lam.	e	A	Dicot	11			
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schtdl.	n	A	Dicot	78	64	78	97
<i>Artemisia annua</i> L.	e	A	Dicot	53	8		
<i>Bidens subalternans</i> De Candolle	n	A	Dicot	58	19		6
<i>Urochloa platyphylla</i> (Munro ex C. Wright) R.D. Webster	n	A	Monocot	3	8	6	11
<i>Bromus catharticus</i> Vahl.	n	B-P	Monocot	6			
<i>Brassica rapa</i> L.	e	A	Dicot	6			
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medicototus.	e	A	Dicot		3		6
<i>Chenopodium album</i> L.	c	A	Dicot	94	69	42	36
<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.	c	P	Dicotot	6			
<i>Chenopodium botrys</i> L.	c	A	Dicotot	28	6	6	11
<i>Commelina erecta</i> L.	c	P	Monocot	3	11	6	11
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	e	P	Dicot	8			
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Smith	n	A-B	Dicot	3		3	
<i>Carduus acanthoides</i> L.	c	A	Dicot	39	3	3	3
<i>Carduus agentatus</i> L.	e	A	Dicot	3			
<i>Cucurbita maxima</i> Duchesne ssp. <i>andreana</i> (Naudin) Filov	n	A	Dicot	6	3		
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	e	P	Monocot	33	6		
<i>Cyperus esculentus</i> L.	e	P	Monocot	3	8	8	14
<i>Datura ferox</i> L.	e	A	Dicot	31	17		6
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scopoli.	e	A	Monocot	100	81	75	83
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauvois	e	A	Monocot	17	19	28	22
<i>Echinochloa colonum</i> (L.) Link.	e	A	Monocot	3	6	8	8
<i>Euphorbia hirta</i> L.	n	A	Dicot	8	8	17	44
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	n	A	Dicot	44	3	8	8
<i>Euphorbia maculata</i> L.	e	P	Dicot	3	3	3	11
<i>Gamochaeta pensylvanica</i> (Will.) Cabr.	n	B-P	Dicot		3		

Gleditsia triacanthos L.	e	P	Dicot	22	8	3	6
Glycine max (L.) Merrill	e	A	Dicot	6	8	8	22
Hypochoeris sp.	e	P	Dicot	3			
Ibicella lutea (Lindl.) Van Eselt.	n	A	Dicot	3			
Lamium amplexicaule L.	e	A	Dicot				6
Lolium multiflorum Lam.	e	A	Monocot	6			
Achyrocline satureioides (Lam.) DC	n	P	Monocot	6			
Morus alba L.	e	P	Dicot	11			
Morrenia odorata (Hook. & Arn.) Lindl.	n	P	Dicot	6			
Nicotiana longiflora Cav. Descr.	n	P	Dicot			3	3
Oxalis chrysantha (Kunth.) Prog.	n	P	Dicott				3
Oxypetalum solanoides	n	P	Monocot				3
Parietaria debilis Forst.	e	A	Dicot	3			
Panicum sp.	e	A-B	Monocot	11	17	19	25
Physalis viscosa L.	n	P	Dicot	3	3		
Polygonum persicaria L.	e	P	Dicot				3
Portulaca oleracea L.	e	A	Dicot	6	47	42	56
Sida rhombifolia L.	c	P	Dicot	33	6	8	6
Sida spinosa L.	n	P	Dicot	3			3
Solanum sisymbriifolium Lam.	n	P	Dicot	8			
Sonchus oleraceus L.	e	A	Dicot	11			3
Sorghum halepense (L.) Pers.	e	P	Monocot	47	14	3	6
Stellaria media (L.) Vill.	e	A	Dicot				3
Sisymbrium officinale (L.) Scop.	c	A	Dicot	6			
Tagetes minuta L.	n	A	Dicot	33	19	6	8
Taraxacum officinale Weber in Wiggers	e	P	Dicot		3	3	
Trifolium repens L.	e	P	Dicot	14		3	11
Triticum aestivum L.	e	A	Monocot		33	33	33
Verbena gracilescens (Cham.) Hert.	n	P	Dicot	3			3
Verbena sp.	n	P	Dicot	3			
Veronica grisebachii Walters	e	A	Dicot	3			
Xanthium spinosum L.	n	A	Dicot	11	6	3	6
Xanthium strumarium L.	n	A	Dicot	14	6	3	6
Zea mays L.	n	A	Monocot	3	6	6	22

Los códigos de función: (n) nativos, (e) exóticas, (c) cosmopolitas; (A) anuales, (P) perennes, (B) bianual; (dicot) dicotiledóneas; (monocot) monocotiledóneas.
